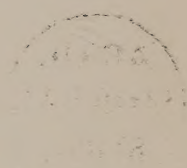


Ulys. (Fred.)
Din. Paris. 1911

21 X



SÉRIE A, N° 682

N° D'ORDRE

1438

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

FRED VLÈS

PRÉPARATEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

1^{re} THÈSE. — PROPRIÉTÉS OPTIQUES DES MUSCLES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

22 X 11

1911 devant la Commission d'Examen.

MM. LIPPMANN. *Président.*

DELAGÉ
HAUG
MOLLIARD. } *Examineurs.*



PARIS

LIBRAIRIE SCIENTIFIQUE A. HERMANN & FILS

6, rue de la Sorbonne, 6

1911

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen..... P. APPELL, *Profess.* Mécanique rationnelle.

Doyen honoraire G. DARBOUX. — Géométrie supérieure

Profess. honoraires. { Ch WOLF
J. RIBAN.

<i>Professeurs</i>	{	LIPPMANN	Physique
		BOUTY.....	Physique.
		BOUSSINESQ	Phys.mathém. et calcul des probabilités.
		PICARD	Analyse supér. et algèbre supérieure
		H. POINCARÉ.....	Astronomie mathém. et mécan. céleste
		Y. DELAGE	Zoologie, anatomie, physiologie compar.
		G. BONNIER	Botanique.
		DASTRE	Physiologie.
		KOENIGS.....	Mécanique physique et expérimentale.
		VELAIN.....	Géographie physique.
		GOURSAT.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
		CHATIN.....	Histologie.
		HALLER.....	Chimie organique.
		JOANNIS.....	Chimie (Enseignement P. C. N.).
		JANET.....	Physique
		WALLERANT.....	Minéralogie.
		ANDOYER.....	Astronomie physique.
		PAINLEVÉ.....	Mathématiques générales.
		HAUG	Géologie.
		HOUSSAY.....	Zoologie.
		H. LE CHATELIER.	Chimie.
		G. BERTRAND.....	Chimie biologique.
		M ^{me} P. CURIE.....	Physique générale.
		CAULLERY	Zoologie (Évolution des êtres organisés)
		C. CHABRIÉ.....	Chimie appliquée.
		G. URBAIN.....	Chimie
		EMILE BOREL	Théorie des fonctions.
		MARCHIS.....	Aviation.
JEAN PERRIN.....	Chimie physique.		
G. PRUVOT.....	Zoologie, anatomie, physiol. comparée		
N.....	Application de l'analyse à la géométrie.		
N.....	Calcul différentiel et calcul intégral.		

<i>Professeurs-adjoints.</i>	{	PUISEUX	Mécanique et Astronomie.
		LEDUC.....	Physique.
		MATRUCHOT.....	Botanique.
		MICHEL	Minéralogie.
		HEROUARD.....	Zoologie.
		LÉON BERTRAND...	Géologie.
		RÉMY PERRIER.....	Zoologie (Enseignement P. C. N.).
		MOLLIARD.....	Physiologie végétale.
COTTON	Physique.		

Secrétaire..... D. TOMBECK.

A MONSIEUR LE PROFESSEUR

YVES DELAGE

MEMBRE DE L'INSTITUT

*Hommage de profonde reconnaissance
et de respectueuse admiration.*

INTRODUCTION

Il est devenu d'observation courante que les Sciences biologiques, dans leur évolution actuelle à la poursuite des problèmes fondamentaux de la vie, s'assimilent de plus en plus à leurs sœurs aînées les Sciences physiques et chimiques. De même que l'Anatomie générale de Bichat avait fait place à l'Anatomie microscopique de Virchow, la Physiologie générale, quittant en partie les voies classiques de Flourens et de Paul Bert, s'est transformée en une Physiologie moléculaire où l'organe a cédé le pas, non plus même à la cellule, mais à des éléments encore plus fondamentaux. Depuis longtemps la Chimie biologique est devenue une science distincte ; les travaux de Chimie-physique accomplis par des physiologistes purs ne se comptent plus, et on doit à ceux-ci des chapitres entiers nouveaux de cette science. Les mémoires de Biologie générale même, qu'il s'y agisse de parthénogenèse ou de tropismes, ne parlent plus que d'ions et de molécules ; et il est singulièrement frappant de voir à leur tour les histologistes, comme Prenant dans la préface de son admirable Traité, faire appel à la Physique et à la Chimie pour pousser leurs investigations au delà du noyau et du cytoplasme. Toutes les sciences de la vie commencent, sous les phénomènes qu'elles étudiaient précédemment, à pressentir et à poursuivre les forces et les propriétés moléculaires.

Invasion de spéculations théoriques, disent quelques-uns qui voient cette évolution avec chagrin : étudier la molécule, l'ion ou l'atome, ce n'est pas très loin de faire de la métaphysique, c'est nager en pleine hypothèse, loin de toute réalité expérimentale ; il n'est rien de plus irréel que la molécule, simple donnée conventionnelle, pure abstraction issue d'un esprit philosophique en mal de « boucher un trou » dans sa conception du monde. — Ceux qui parlent ainsi font erreur ; ils n'ont pas compris. A beaucoup de points de vue les molécules sont des abstractions, mais elles ne sont quelque chose d'irréel que si on les envisage au point de vue étroit de leur morphologie conventionnelle de pierres élémentaires plus ou moins insécables qui constituent l'édifice de la matière ; elles deviennent quelque chose de parfaitement tan-

gible — j'allais dire concret — si on les considère comme des ensembles de propriétés : les molécules ne sont que des groupements de propriétés ramenées à l'unité du support par une extrapolation ; c'est la limite d'extrapolation, elle, qui est conventionnelle, les propriétés qu'on extrapole ne le sont pas : et il ne viendra à l'esprit de personne de penser qu'un poids, une quantité de chaleur ou une couleur, sont de pures hypothèses indépendantes de toute réalité expérimentale. L'étiquette est arbitraire, mais ce qu'elle recouvre ne l'est pas : la molécule ne doit pas être pour nous autre chose qu'un coefficient spécifique à introduire dans les variations des fonctions quantitatives d'un corps ; et en envisageant les choses à ce point de vue, elle reste parfaitement dans le domaine du réel. Etudier les propriétés moléculaires d'un corps, c'est chercher à dégager du fatras des faits expérimentaux le minimum de données indispensables pour lui constituer, d'une manière absolument générale, le coefficient caractéristique cherché. C'est la seule manière d'en faire l'analyse la plus fondamentale, d'en disséquer les éléments les plus intimes. Etudier les propriétés de la molécule d'un corps, étudier un ion ou étudier un atome, ce n'est rien d'autre que d'étudier des différentielles successives d'une intégrale que nous présente la Nature : on ne trouve pas dans la différentielle autre chose que ce que la Nature a mis dans l'intégrale.

Dans cette évolution des Sciences biologiques, à la poursuite des propriétés moléculaires, vers les Sciences plus exactes qui leur ont tracé le chemin, il semble que la Physique pure ait été beaucoup moins mise à contribution que la Chimie, et dans l'intérieur de la Physique même, les méthodes de l'Optique physique entre autres moins utilisées que celles touchant à la Chimie-physique. Et cependant l'exemple même de la Physique actuelle aurait pu suffire à montrer quels puissants moyens d'investigation possède l'Optique vis-à-vis des structures fondamentales de la matière : tout le monde a présent à l'esprit quels résultats inattendus nous a dévoilés l'Electro-optique dans le domaine de l'électron. Pour parler de choses moins récentes, et pour rester dans le territoire de la science classique d'hier, il suffit de rappeler combien les propriétés optiques nous ont apporté de renseignements sur la construction intime des corps : la constitution des corps cristallins, qui relève de la lumière polarisée, celle des colloïdes qui dérive de l'ultra-microscope, celle des solutions qu'ont révélée en partie les réfractomètres, et enfin celle d'un certain nombre de corps complexes, depuis des astres jusqu'à des albumines, dont la spectroscopie a disséqué les molécules.

Cependant la Physique biologique n'est pas née d'aujourd'hui, et les

noms de Helmholtz, de Soret ou de Marey évoquent suffisamment de conquêtes dans les applications de quelques branches de la Physique à la Biologie pour que l'on puisse s'étonner du sommeil relatif où sont restées longtemps, entre autres, celles de l'Optique moléculaire. D'une manière générale, il pourrait paraître étrange qu'il n'y eût pas eu plus de physiciens qui eussent été assez curieux des phénomènes intimes de la vie pour y adapter l'emploi de leur science, et qu'il n'y eût également pas eu plus de biologistes pour s'intéresser aux choses de la Physique au point de leur emprunter des armes nouvelles de combat ; mais à bien réfléchir cet état de choses paraît n'avoir été qu'une conséquence assez naturelle des directions très dissemblables qu'ont prises deux disciplines d'esprit, depuis longtemps sans point de contact.

Il est bien évident que les physiciens, tels que les a justement formés la Physique classique, ont toujours eu intérêt à opérer sur les produits homogènes et purs, dans des conditions nettes et bien définies, en réduisant à un très petit minimum le nombre des paramètres du problème ; ils ont acquis à bon droit le désir de l'expérience « propre », où l'élimination méthodique du hasard permet le magnifique développement des précisions poussées à l'extrême ; ils ont pris une méfiance nécessaire du produit sur la pureté duquel on a des incertitudes, des complexes hétérogènes où des facteurs inattendus viennent brouiller les décimales, des groupements de phénomènes en apparence sans liens où la mémoire doit suppléer aux raisonnements pleins d'hiatus. — Or les faits biologiques ne relèvent guère encore que de ces cas-là, et ils s'écartent ainsi notablement des circonstances de la Physique usuelle. Leur Physique, sauf des points tout à fait particuliers, est celle des corps hétérogènes, Physique toute nouvelle et encore à peine explorée, quoique des recherches comme celle de Christiansen par exemple aient pu faire voir tout l'intérêt qu'on en pouvait espérer. Dans le fait biologique, il y a le plus souvent encore impossibilité à séparer les facteurs, dont la liaison fait précisément la caractéristique actuelle du phénomène vital. La conséquence en est que les instruments et les techniques, qui forment l'arsenal usuel des laboratoires de Physique, ne semblent plus s'adapter à ces phénomènes nouveaux, pour la plupart d'ailleurs d'un ordre de grandeur très différent de celui qu'on a coutume d'étudier ; les techniques classiques, faites pour s'appliquer à des cas simples, sont ici d'une précision beaucoup trop grande, à laquelle il serait encore imprudent de prétendre dans une matière aussi complexe : il s'ensuit qu'instruments, techniques, théories mêmes, il est nécessaire de presque tout adapter, refondre aux dimensions nouvelles. Cela fait une sorte de Physique inférieure, pleine de tâtonnements et d'incerti-

tudes, où l'on hésite encore sur les unités sans même entrevoir les dixièmes, et dont l'abord est très loin de plaire à l'esprit net du physicien formé, qui se demande inévitablement si, pour faire de bonne Biologie, il est absolument nécessaire de faire de mauvaise Physique.

Du côté des biologistes, en quête perpétuelle de tous les moyens possibles d'explorer leur domaine sous tous ses aspects, les raisons ont été d'un autre ordre. Il faut probablement le chercher, principalement, dans l'absence de cadres universitaires correspondant à des Sciences naissantes, qui en rend les débuts difficiles par le manque de laboratoires mixtes adaptés aux nouvelles recherches et par le défaut d'entraînement qui en dérive. Beaucoup de ceux en outre qui auraient volontiers obéi à la tentation d'entreprendre des études de Physique se sont certainement vus forcés d'y renoncer, et n'ont pu que regretter de n'avoir pas jusqu'alors, au milieu de recherches qui les avaient absorbés dans des voies différentes, trouvé le temps ni l'occasion d'acquérir les notions de Mathématiques nécessaires pour entrer en contact avec la Physique d'une manière un peu approfondie; quelques-uns aussi, il faut bien le dire, qui auraient peut-être eu le loisir de le faire, ont préféré suivre vis-à-vis de ces Mathématiques la défiance un peu trop rigoureuse de certains biologistes qui, ayant cru voir en elles autre chose qu'un merveilleux instrument de travail, se sont persuadés que leur immixtion dans une Science en fait forcément quelque chose d'irréel. Or, pour les uns comme pour les autres, vouloir faire actuellement de la Physique en s'abstenant des Mathématiques, c'est vouloir faire de la peinture quand on est daltonien.

Assez pauvres raisons que tout cela, à la réflexion. Des barrières très vraisemblablement virtuelles, mais que des hasards malencontreux ont fait croire infranchissables, ont sans doute empêché beaucoup de bons travailleurs de se donner l'éducation mixte par laquelle ils eussent pu se montrer utilement sous le double aspect d'un physicien et d'un biologiste. C'est un grain de sable qui a suffi pour détourner le courant d'un fleuve, et l'on ne peut que regretter la somme de faits et d'idées que nous avons dû perdre par là. La conséquence de cet état de chose est évidemment que l'on doit rendre doublement justice aux Brücke, aux Bütschli et aux Engelmann qui ont tenté de sortir des voies communes et de poser, sinon de résoudre, les premiers énoncés des problèmes d'une Science nouvelle.

..

Le présent mémoire est le résumé des recherches que j'ai effectuées

depuis quelques années (1905-1910) dans divers laboratoires et en particulier à la Station biologique de Roscoff. Etant donné l'importance qu'ont prise, vis-à-vis des caractéristiques moléculaires, les propriétés optiques des corps, ainsi que l'intérêt des rapports que plusieurs auteurs ont jugé nécessaire d'établir entre diverses caractéristiques de l'optique musculaire et les phénomènes élémentaires de la contractilité, il m'a semblé que l'étude systématique des propriétés optiques du muscle devait conduire à des notions indispensables sur la structure de cet élément et sur son fonctionnement. Mais la complication inévitable des techniques, du fait de l'introduction d'un élément cinématique nécessaire pour l'observation même de la contraction, comme aussi l'obligation d'établir avant tout une sorte de base d'opérations stable permettant de délimiter les phénomènes optiques à étudier, m'ont déterminé à séparer en deux parties la publication de ces recherches. Le présent volume représente l'étude du muscle au repos, en extension : c'est en somme « l'Optique statique » du muscle ; la seconde partie de ces expériences, qui sera publiée ultérieurement, en comportera, si l'on veut, « l'Optique cinématique », — les variations des propriétés optiques pendant le mouvement du muscle à partir de l'état de repos.

Les matériaux de ce travail ont été divisés en cinq parties ; les quatre premières, examinent successivement toutes les propriétés optiques fondamentales du muscle et de la fibre musculaire : l'absorption, l'indice de réfraction, les images des fibres en lumière ultra-violette, les spectres de diffraction produits par les stries, la structure ultra-microscopique de celles-ci ; et dans la quatrième partie, la plus considérable, les réactions du muscle en lumière polarisée. J'ai été amené à critiquer dans cette quatrième partie, par une longue série d'expériences, la théorie célèbre d'Engelmann sur les rapports entre la contractilité et la biréfringence, et j'ai tenté de montrer que, dans les divers éléments contractiles (cils vibratiles, flagelles, etc.), il est préférable de ne pas admettre la généralité de la relation posée par le grand physiologiste. Enfin, dans une cinquième partie, j'ai condensé les principaux résultats que l'étude de l'optique musculaire peut apporter à la connaissance de la structure du muscle, et j'ai essayé de les utiliser dans une tentative de théorie de la striation.

Comme on le voit, plutôt que de creuser spécialement une seule question, comme par exemple la propriété de biréfringence, en ne perdant point un instant en dehors de celle-ci, j'ai tenu au contraire à passer en revue, fût-ce plus sommairement, toutes les propriétés importantes de l'optique du muscle. Cette méthode a été, dans d'autres cir-

constances, souvent critiquée, mais je reste convaincu que malgré son apparence superficielle elle donne une base beaucoup plus solide et plus homogène pour les recherches ultérieures. Il est extrêmement important, à mon avis, que ce soit le même œil qui examine les diverses faces de la question : c'est la seule manière d'éliminer les différences entre les coefficients d'erreurs personnelles dans ces problèmes si délicats. Les propriétés optiques sont étroitement liées et intriquées les unes aux autres, et beaucoup de difficultés dans des recherches analogues ont été dues uniquement à l'excès de spécialisation du travail, comme celles où l'on aboutirait par exemple en étudiant la biréfringence d'un corps sans aucune notion sur ses indices de réfraction ou son absorption. Inversement, la base d'opération générale étant suffisamment établie, rien n'empêche, bien au contraire, de se spécialiser ensuite sans hâte pour poursuivre tel ou tel détail qu'on n'a pu qu'entrevoir dans la première revue d'ensemble : Défrichons d'abord la surface du champ, nous le labourerons ensuite à loisir.

Ces recherches, par la multiplicité de leurs faces, m'ont entraîné à toutes sortes de problèmes annexes de Physiologie générale, et surtout de Physique pure, voire même de Mathématiques, où l'on est bien loin des fibres musculaires et même, semble-t-il, de la Biologie. Je n'ai pas cru devoir séparer les principaux de ces problèmes du reste de mon travail dans cette publication. Si l'histologiste peut, sans regrets et sans craintes, sauter les quelques pages qui leur sont consacrées, le physicien biologiste me saura peut-être gré de ne pas les avoir passés sous silence : ces questions élémentaires risquent de se présenter à chaque instant dans les problèmes de Physique cytologique, et il était nécessaire qu'on les traitât au moins une fois, même très élémentairement.

D'aucuns me reprocheront, enfin, la longueur des chapitres de technique précédant une expérience relatée brièvement en quelques lignes. En pareille matière la technique doit avoir, comme temps et comme valeur, une importance primordiale : il faut souvent passer plusieurs semaines, même plusieurs mois, à la mise en train et au montage d'une expérience qui durera elle-même à peine quelques heures, et qui se résumera en dix lignes de texte ; l'économie de quelques-uns de ces instants de préparation où l'on essaye péniblement de laisser le moins de facteurs au hasard, peut avoir trop de conséquences désastreuses au point de vue du résultat : que l'apprentissage durement acquis puisse au moins ne pas servir exclusivement à un seul travailleur.

Qu'il me soit permis, en terminant cette introduction, de remercier

tous ceux qui, à des titres divers, m'ont facilité ces recherches. Je n'ai pas de mots pour exprimer la profonde gratitude que j'ai acquise vis-à-vis de M. le Prof. Delage, dont la bienveillante sympathie n'a cessé de me suivre et de me soutenir depuis les débuts de mon admission dans ses laboratoires de Roscoff et de la Sorbonne ; M. le Prof. Hérouard a, pour des raisons analogues, droit également à ma grande reconnaissance. M. le Prof. Lippmann m'a fait le grand honneur d'accepter la présidence de cette thèse, que le Conseil de la Faculté m'a permis de publier en m'accordant, en 1910, une subvention Commercy. Je m'en voudrais de ne pas citer aussi ceux qui, soit en me facilitant l'accès de leurs laboratoires où les nécessités multiples de mon travail m'avaient conduit, soit en m'accordant leurs conseils éclairés, m'ont mis à même de mener au bout la tâche que j'avais entreprise : MM. les Prof. Bouty, Prenant, Pruvôt, Wallerant, Franck, Dubois, Maillard, ainsi que mes excellents collègues et amis L. Chevrotton, E. Bauer, J. Carvallo, qui ne m'ont pas ménagé leur aide aux moments difficiles. Je ne dois pas oublier enfin le dévoué personnel de nos laboratoires, en particulier Joseph Jezéquel, et le regretté Marty.

RÉSUMÉ SOMMAIRE DU MÉMOIRE

PREMIÈRE PARTIE

Absorption

La première partie est consacrée à l'étude de l'action des fibres musculaires sur les diverses radiations lumineuses : absorption et dichroïsme. Le problème principal que je me suis proposé est celui de la *répartition de l'absorption* dans les différentes stries de la fibre striée ; ce problème nécessite divers examens préliminaires, en particulier l'étude du « spectre brut » du muscle permettant de relever la topographie des bandes d'absorption importantes, et la comparaison de ce spectre brut avec le spectre du sang de l'animal. Toute cette recherche doit être faite photographiquement, à cause de la plus grande sensibilité de la plaque photographique aux faibles absorptions, et des facilités de comparaison qu'entraîne cette méthode. La technique pour localiser les bandes d'absorption aux diverses stries de la fibre striée est basée sur l'emploi de la lumière polarisée. On sait que certaines stries de la fibre sont biréfringentes, d'autres non ; par conséquent, entre nicols croisés, les rayons lumineux ayant traversé ces dernières seront arrêtés par l'analyseur, et le spectre du faisceau lumineux émergent de ce nicol ne contiendra exclusivement que les radiations ayant traversé les stries biréfringentes. En comparant le spectre obtenu en lumière polarisée avec un spectre de la même fibre obtenu en lumière naturelle, on peut arriver à conclure, par des éliminations facilement concevables, que certaines bandes d'absorption sont localisées à tel ou tel des éléments de la striation.

Etude des spectrogrammes : sont étudiés des muscles d'Ecrevisse, de Grenouille, de Moule. Certaines bandes des spectres ont des rapports admissibles avec des bandes des pigments sanguins correspondants ; d'autres au contraire paraissent sans équivalents dans le sang. Pour

les muscles striés, il est possible de mettre en évidence une localisation de l'absorption dans différentes stries : il y a des bandes qui paraissent générales à toute la fibre, d'autres au contraire qui sont localisées au niveau des disques Q. En particulier il est probable que les pigments à affinités hématiques sont situés dans ces stries Q.

Les résultats de l'étude spectrographique des muscles et leurs conséquences théoriques sont résumés page 68.

Dichroïsme. — Contrairement à l'opinion de quelques auteurs, le dichroïsme ne paraît pas être une propriété fondamentale du muscle : il est impossible de le mettre en évidence pour la Grenouille et pour l'Ecrevisse.

DEUXIÈME PARTIE

Indices de réfraction

Deux méthodes de mesure peuvent être employées pour mesurer l'indice de réfraction des muscles : l'une consistant à relever l'indice global du muscle au réfractomètre Abbe, par la méthode employée pour les corps mous ordinaires, l'autre, microscopique, beaucoup plus longue et délicate, mais permettant de pénétrer dans l'intimité des éléments du muscle (méthode d'immersion). Principaux problèmes soulevés par l'emploi de ces deux méthodes : rapports entre l'indice global d'un système hétérogène et les indices de ses constituants ; détermination optique de l'égalité ou de l'inégalité d'indices, au microscope, de deux corps en présence ; relations entre l'indice d'une solution et son abaissement cryoscopique ; divers problèmes optiques intéressant la formation des images microscopiques. Des valeurs numériques d'indices de muscles sont données page 82 (indices globaux) et page 97 (indices élémentaires) ; des notions sur les variations d'indice à l'intérieur de la fibre sont indiquées page 134.

TROISIÈME PARTIE

Images ultra-violettes ; phénomènes divers de diffraction

Le premier chapitre étudie les images de striation musculaire obtenues par les nouvelles méthodes de photographie microscopique en

lumière ultra-violettes au moyen des appareils Köhler. Les fibres musculaires striées examinées présentent pour les radiations employées (273-280 μ) une périodicité longitudinale dont la période fondamentale est comparable à celle qu'elles présentent pour le spectre visible. Elles absorbent d'une façon à peu près uniforme les radiations employées, sans guère de différenciation spéciale d'un élément Q au milieu du segment musculaire ; les stries Z et les noyaux ont seul une réaction différente du reste de la fibre. Diverses considérations relatives à la technique de l'ultra-violet et aux difficultés d'interprétation des résultats sont données au courant de ce chapitre.

Le second chapitre concerne les fibres striées envisagées comme réseaux de diffraction. On sait que Ranvier a tiré de l'observation des spectres de diffraction musculaire, d'ingénieuses conclusions relatives aux phénomènes de la contraction. Les spectres musculaires sont ici étudiés au point de vue de leur théorie physique, et des applications que peut présenter cette théorie vis-à-vis de la structure de la striation. Un tableau de mesures goniométriques effectuées sur les spectres musculaires est donné page 63. La conclusion de cette étude est que le phénomène de diffraction est beaucoup plus complexe que ne l'avait envisagé Ranvier.

Le troisième chapitre est relatif à l'examen ultramicroscopique des muscles. On constate par l'éclairage latéral (prisme de Cotton et Mouton) que certains articles de la fibre striée s'éclairent seuls. La région Z se comporte comme une surface de discontinuité d'indices, diffractant fortement la lumière ; l'éclairement de Q au contraire paraît plus complexe. Enfin la fibre lisse s'éclaire uniformément.

QUATRIÈME PARTIE

Lumière polarisée

La quatrième partie, de beaucoup la plus considérable, est consacrée à l'étude des propriétés des muscles en lumière polarisée. Des problèmes extrêmement graves de Physiologie générale sont soulevés à ce propos : on sait en effet l'importance des relations qu'une théorie célèbre d'Engelmann a voulu établir entre la biréfringence et la contractilité. D'après cet auteur tous les organes contractiles (muscles, cils, flagelles etc.) seraient biréfringents, et cette propriété optique serait l'expression directe du mécanisme fondamental de la contractilité.

La première moitié de cette quatrième partie est consacrée à l'étude de

la *nature des réactions optiques des organes contractiles* en général. J'ai tenté, par une longue série d'expériences sur les divers éléments contractiles, de discuter la théorie d'Engelmann, et de montrer qu'il ne faut peut-être pas attribuer à cette conception les généralisations que le célèbre physiologiste avait voulu lui accorder. Le phénomène de la « biréfringence » des organes contractiles paraît en effet beaucoup plus complexe que ne l'avait estimé Engelmann, du fait de l'existence de réactions optiques spéciales (dépolarisation) qui peuvent simuler de la biréfringence. L'expérience nous montre que de telles « fausses biréfringes » existent dans un certain nombre d'organes contractiles, dans lesquels il est par contre absolument impossible de mettre en évidence des traces de « vraie biréfringence ». Les organes du type ciliaire (cils, flagelles, etc.) répondent à ce type. Dans les muscles striés par contre interviennent à la fois des réactions de vraie biréfringence et de dépolarisation ; enfin les muscles lisses sont entièrement biréfringents. La notion qui se dégage de ces diverses expériences est que la théorie d'Engelmann n'est peut-être pas absolument rigoureuse au point de vue physique.

Ces préliminaires posés, la fin de la quatrième partie est consacrée à l'étude spéciale de la vraie biréfringence musculaire. Toutes ses caractéristiques physiques sont relevées les unes après les autres : étude de la surface des indices, des extinctions, des isogyres, de la dispersion, etc. La conclusion en est que le fait de considérer la fibre musculaire comme uniaxe n'est qu'une approximation souvent fort éloignée de la réalité.

Je cherche ensuite à mettre en évidence la nature et l'état de la substance biréfringente, par des variations expérimentales de ses caractères optiques. Sont étudiées en particulier les influences de déformations mécaniques de la fibre, et de divers réactifs, tant physiques que chimiques. Ces études nécessitent des techniques spéciales, et une série d'instruments nouveaux qui sont décrits à ce propos (compensateur gradué, platine théodolite, oculaire à vernier). A titre comparatif, divers matériaux tels que le caoutchouc sont étudiés par les mêmes techniques. L'interprétation, très complexe, des expériences de déformation par traction est donnée page 294. — Une série d'expériences sur l'écrasement des fibres donne des résultats intéressants en ce qu'elle permet de séparer hors du muscle la substance biréfringente sous forme de petites masses biréfringentes qui ne sont pas sans analogies avec des cristaux liquides. Divers problèmes soulevés par leurs propriétés sont étudiés à ce propos (étude comparative des cristaux mous de Pourpre, etc.). Les conclusions de ces diverses études sont

rassemblées page 317. La substance biréfringente doit être constituée fondamentalement par un ensemble de particules ultra ou microscopiques elles-mêmes asymétriques ou anisotropes, en relation avec certains constituants d'albuminoïdes de la famille de la myosine, et présentant une homéotropie qui dépend probablement des champs de forces mécaniques développés par le mouvement de la fibre.

CINQUIÈME PARTIE

Théorie de la striation

La cinquième partie est un essai d'utilisation synthétique des matériaux recueillis précédemment, dans une théorie d'ensemble de la striation musculaire. Elle débute par un résumé des résultats théoriques donnés par les recherches des quatre parties précédentes, et un parallèle rapide de ces indications avec les principales théories histologiques actuelles sur la structure de la fibre striée.

Diverses remarques sont faites sur les conditions de la striation musculaire, tendant à mettre en évidence les facteurs morphogènes généraux de celle-ci : caractéristiques physiologiques, spécificités topographiques (avec une liste des cas de muscles striés signalés dans le règne animal), conditions mécaniques des muscles striés ; un muscle a d'autant plus de chances d'être strié que le mouvement de l'organe qu'il commande est plus rapide, que ce mouvement possède un rythme régulier, que ce mouvement est assujetti à un plus grand nombre de liaisons mécaniques constantes.

En conclusion de toutes ces relations, sont posés les éléments d'une théorie de la striation. Les recherches précédentes semblent montrer que la striation consiste dans le rassemblement, à des places déterminées suivant une loi topographique périodique, de propriétés pouvant exister à l'état diffus, sans localisation. L'origine de cette périodicité topographique peut être cherchée dans les variations périodiques locales des champs de forces mécaniques de la fibre. L'étude de phénomènes de striation bien connus en Elasticité et surtout en Hydrodynamique (phénomène des *ripple-marks*) conduit à penser que la striation musculaire n'est probablement qu'une expression de lois très générales d'Elasticité et d'Hydrodynamique, appliquées au complexe hétérogène que constitue la fibre. Diverses expériences sont faites pour tenter d'établir cette conception.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
INTRODUCTION.	I
RÉSUMÉ SOMMAIRE DU MÉMOIRE	VIII
TABLE DES MATIÈRES	XIII
CORRIGENDA	XVIII
AVANT-PROPOS. — <i>Notation des Stries musculaires</i>	1

PREMIÈRE PARTIE

Action sur les diverses radiations : absorption, dichroïsme

CHAPITRE PREMIER. — <i>Historique</i>	3
CHAPITRE II. — <i>Technique</i> . — Conditions générales	11
Appareils	13
Dispositions et sources	14
Précision	19
Préparations	19
Technique photographique.	20
Localisation des bandes dans la fibre striée.	22
CHAPITRE III — <i>Etude des spectrogrammes</i>	25
Matériel	25
Discussion des procédés d'élimination	25
Comparaison des spectrogrammes	26
Notations	26
I. <i>Muscles d'Écrevisse</i> . — Préparations en biseau	27
Discussion de l'élimination	31
Élimination	33
Muscle d'Écrevisse. — Préparations planes.	35
Les bandes de la myohématine dans le spectre de l'Écrevisse.	37
Des rapports du spectre musculaire avec le spectre sanguin de l'Écrevisse	38
Tentatives de localisation des bandes dans les divers disques de la fibre musculaire de l'Écrevisse	41
Interprétation des résultats précédents	43
II. <i>Muscles de Grenouille</i>	45
Schéma général.	50

Comparaison avec le spectre de l'oxyhémoglobine.	52
Essais de localisation de l'absorption.	58
Interprétation des résultats précédents	64
III. Adducteur postérieur de la Moule.	66
CHAPITRE IV. — <i>Conclusions générales</i>	68
Considérations théoriques	70
CHAPITRE V. — <i>Dichroïsme</i>	73

DEUXIÈME PARTIE

Indications sommaires sur les indices de réfraction des muscles

Historique	75
CHAPITRE PREMIER. — <i>Etude des indices de réfraction de muscles au réfractomètre Abbe.</i>	77
Indices de corps hétérogènes	78
Biréfringence	81
Tableau de valeurs numériques	82
CHAPITRE II. — <i>Etude des indices de fibres musculaires par la méthode d'immersion</i>	83
Détermination de l'égalité d'indices entre l'objet et le liquide.	85
Méthode de Maschke	85
Méthode de pénombre, procédé Schröder van der Kolk	86
Méthode des franges de Becke	93
Mesures d'indices de quelques fibres musculaires par la méthode d'immersion	95
Résumé et conclusion	97
CHAPITRE III. — <i>Considérations générales sur divers problèmes théoriques relatifs aux indices de réfraction et intéressant la physique cytologique</i>	99
Relations entre l'indice n d'une solution et son abaissement cryoscopique Δ	99
Etude du coefficient k	103
Sucres.	104
Albumine.	107
Variations d'indices corrélatives de variations de Δ . Erreurs.	108
Application des calculs précédents aux liquides isotoniques pour les mesures d'indices par immersion	112
1. Δ à employer comme bases	112
2. Nature des corps dissous	113
3. Indices intermédiaires	113
4. Indications relatives à quelques liquides usuels	114
CHAPITRE IV. — <i>Etude sommaire des images données par la limite de deux corps d'indices différents</i>	116
Description.	116

Complément à la théorie des franges de Becke	124
Structure optique au voisinage d'une limite	131
Emploi des franges de Becke pour la mise au point	133
CHAPITRE V. — <i>Les phénomènes de franges et les variations de l'indice à l'intérieur de la fibre musculaire striée</i>	134

TROISIÈME PARTIE

Images ultra-violettes. Phénomènes divers de diffraction

CHAPITRE PREMIER. — <i>Images ultra-violettes de fibres musculaires striées.</i>	137
1. Considérations théoriques	137
2. Technique	139
3. Bibliographie	142
4. Résultats	145
Interprétation	151
Conclusion	152
CHAPITRE II. — <i>Diffraction. Les réseaux musculaires : spectres de diffraction produits par les fibres striées.</i>	154
Historique	154
Critique.	155
Théorie élémentaire des phénomènes de diffraction dans les réseaux à plusieurs systèmes d'intervalles fondamentaux	156
Applications à la fibre musculaire	161
Valeurs numériques	165
Les réseaux à erreurs périodiques.	166
Conclusions	169
CHAPITRE III. — <i>Examen ultra-microscopique de muscles.</i>	170
Technique. Matériel Dispositifs	171
Repérages	172
Résultats	172
Fibres striées	172
Muscles lisses	175
Interprétation des résultats précédents	176
Résumé.	178

QUATRIÈME PARTIE

Actions des fibres musculaires sur la lumière polarisée

CHAPITRE PREMIER. — <i>Historique.</i>	179
CHAPITRE II. — <i>Considérations théoriques. Conditions d'éclairement d'un corps entre nicols croisés</i>	195
1. Anisotropie et biréfringence.	195
2. Isotropie. « biréfringence lamellaire », dépolarisation.	196

3. Polarisation rotatoire.	203
Procédés de diagnose	204
Technique.	212
Conditions usuelles de dépolarisation	213
Remarques sur des conditions d'observation	216
Résumé	217
CHAPITRE III. — <i>Etude des organes contractiles au point de vue de la dépolarisation</i>	218
1. Technique	218
2. Etude des organes contractiles : cils vibratiles	223
3. Palettes natatoires des Cténophores	228
4. Flagelles des Spermatozoïdes	229
5. Muscles lisses	230
6. Muscles striés	231
7. Organes contractiles des Protozoaires	238
8. Résumé et critiques des expériences précédentes	243
CHAPITRE IV. — <i>Etude de la biréfringence musculaire.</i>	247
1. Caractères histologiques	247
2. Caractères optiques	249
A. Le muscle et la fibre observés perpendiculairement à leur allongement	249
a) Le muscle et la fibre sont-ils uniaxes ?	249
b) Extinctions	254
c) Isogyres	255
d) Signe	257
e) Dispersion de la surface des indices	257
f) Biréfringence	258
B. Sections transversales	258
Résumé	261
3. Etude expérimentale de la biréfringence musculaire	262
I. Technique	265
a) Mesure de la différence de marche	265
b) Mesure de l'épaisseur. Platine théodolite. Micromètre oculaire.	269
II. Variations de la biréfringence par déformation mécanique	274
a) Indications expérimentales.	275
b) Résultats	276
<i>Muscles</i>	280
<i>Caoutchouc.</i>	288
c) Etude de $\frac{d(X_1 - X_2)}{dL}$ pour les muscles.	291
III. Interprétation des expériences de déformation par traction	294
IV. Ecrasement	301
V. Action de divers agents physiques.	306
a) Dessiccation	306
b) Chaleur	307
c) Congélation	311
VI. Action de divers agents chimiques.	311

a) Réactifs capables d'annuler la teinte.	312
b) Réactifs incapables d'annuler la teinte	315
c) Conclusions	316
VII. Considérations théoriques.	317

CINQUIÈME PARTIE

Considérations diverses sur la théorie de la fibre musculaire

CHAPITRE PREMIER. — <i>Résumé des recherches précédentes relatives à la théorie de la fibre musculaire</i>	321
I. Structure fondamentale	321
II. Rapports des différentes substances	323
III. Relations avec les théories histologiques actuelles sur la structure de la fibre striée	324
CHAPITRE II. — <i>Remarques diverses sur les conditions de la striation musculaire.</i>	325
Répartition de la striation musculaire.	327
CHAPITRE III. — <i>Éléments d'une théorie de la striation</i>	338
NOTES ANNEXES	353
I. Remarques sur la photographie des spectres d'absorption	353
II. Spectres oculaires des muscles.	354
III. L'indice de réfraction du noyau	355
IV. Compléments bibliographiques	356
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	357
ERRATA	368
TABLE DES PLANCHES.	370
PLANCHES.	372

CORRIGENDA

Je ne signale ici que quelques fautes d'impression relativement importantes, qui pourraient arrêter un instant certains lecteurs. Les autres accidents typographiques banaux, que des circonstances défectueuses ont faits plus nombreux que je n'aurais voulu, seront signalés pour mémoire dans un Errata placé à la fin du volume.

Page 100, ligne 27, *ajouter* : (pour les solutions aqueuses, que nous envisageons seules dans le courant de ce chapitre).

» 101 » 2 *au lieu de* : $\frac{\Sigma R\alpha}{M} \frac{p}{P} = \frac{P-p}{P} \gamma$ *lire* : $\frac{\Sigma R\alpha}{M} \frac{p}{P} + \frac{P-p}{P} \gamma$

» 103 » 20 » formule IV » IV'

» 109 » 11 *ajouter* : {formule IV' p. 103}

» » » 12 *lire* : $dn = \frac{\Sigma R\alpha}{M} \dots$

» 160 » 19 » part de $\frac{1}{2}$

» 166 » 26 *ajouter* : (pl. VI, VII).

» 172 » 13 *rectifier* : en lumière polarisée et en lumière naturelle.

Pl. I-II. Dans plusieurs exemplaires des planches I-II, les traits indicateurs de la raie NaD ont été légèrement déviés vers la droite. La raie NaD est la première raie à gauche (la plus brillante) du premier spectre de la pl. I et du dernier spectre de la pl. II. Par suite des dimensions identiques des spectres, leurs raies correspondantes sont alignées les unes au-dessous des autres d'une manière suffisamment rigoureuse pour qu'il ne puisse pas y avoir d'erreur de repérage en partant de ces deux données.

PROPRIÉTÉS OPTIQUES DES MUSCLES

AVANT-PROPOS

Nomenclature des stries. — Pour faciliter la compréhension de ce qui va suivre, je rappelle sommairement la nomenclature des stries d'une fibre musculaire striée. Les notations employées ici sont du type de celles de Rollett, dans lesquelles les diverses stries sont désignées par des lettres.

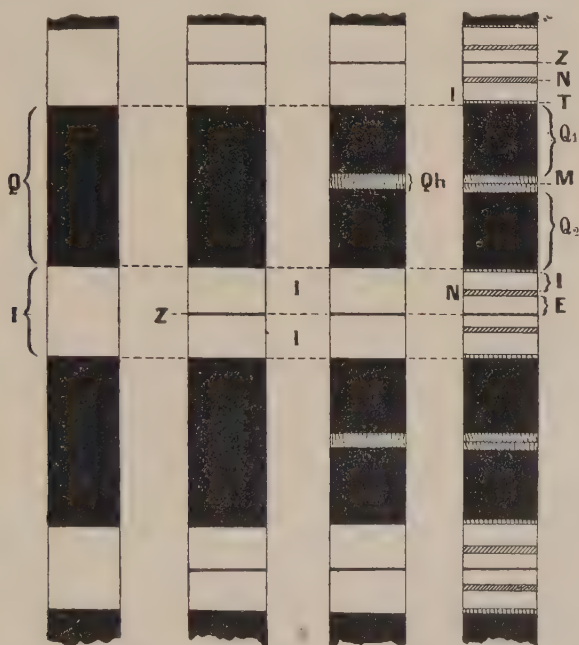


Fig. 4. — Schéma indiquant la nomenclature des stries musculaires dans les quatre types principaux de striation.

Disque Q (Rollett) = disque sombre, disque épais, disque anisotrope des auteurs.

Strie Z = disque mince, strie de Dobie.

Strie Qh = strie de Hensen, *h* de quelques auteurs.

Strie I (= *J*, Rollett) = disque clair (noté *2I* par quelques auteurs lorsque *Z* n'existe pas), strie isotrope des auteurs.

Strie M. — Strie obscure au milieu de *Qh*.

Stries N, N1, N2. — Stries satellites de *Z* divisant *I* en deux parties inégales (dans ce cas la région de *I* comprise entre *N* et *Z* est notée *E* par quelques auteurs).

Strie T. — Strie de Tourneux, à la limite de *Q* et de *I*.

Notations. — Pour éviter toute confusion entre les diverses notations histologiques, spectrales, etc., nous avons adopté les conventions suivantes pour l'impression de cet ouvrage :

Les raies spectrales seront toujours notées en caractères gras (exemple : **E, NaD, Cd18**), ce qui les différenciera à première vue des stries histologique notées en initiales courantes du texte ; en outre, les mesures de longueurs d'onde en $\mu\mu$ seront également notées en caractères gras, ce qui évitera de les confondre avec les mesures en μ ou en millimètres.

PREMIÈRE PARTIE

ACTION SUR LES DIVERSES RADIATIONS : ABSORPTION, DICHROISME

CHAPITRE PREMIER

Historique

De nombreux travaux ont été effectués sur la spectroscopie des muscles. Dès le début des applications des méthodes spectroscopiques à l'hématologie, divers auteurs ont signalé dans le spectre musculaire deux bandes de la région jaune-verte correspondant sensiblement à celles que l'on venait de mettre en évidence dans le spectre de l'oxyhémoglobine (Kuhne 1864, Ray-Lankester 1871, Ranvier 1880, etc.) (1), et possédant comme celles-ci la faculté de se résoudre en une seule bande sous l'action des réducteurs. L'on considéra du fait de cette analogie comme suffisamment démontrée l'existence du pigment sanguin dans la substance musculaire, quoique à vrai dire la comparaison des deux spectres ne paraisse pas avoir été à cette époque discutée d'une manière très approfondie, ni étendue au delà des deux bandes α et β ; or on sait que la mise en évidence, dans le spectre d'un corps, de deux bandes correspondant exactement à celles d'une substance connue ne peut déjà prouver en toute rigueur que la présence, dans les deux corps, de certains groupements moléculaires communs : parenté n'implique point identité, et nous verrons plus loin qu'il semble résulter de recher-

1. Un index bibliographique est placé à la fin du volume.

ches plus récentes sur les pigments musculaires (K. Mörner 1897) des différences assez notables entre les hémoglobines musculaire et sanguine (1).

Quoiqu'il en soit, et que l'assimilation directe du pigment rouge du muscle au pigment sanguin se justifie complètement ou non, il ne ressort pas moins des travaux de ces premiers auteurs un fait extrêmement important au point de vue de la physiologie musculaire, qui est le phénomène de réduction respiratoire de ce pigment. Ce phénomène a donné lieu à d'importantes recherches sur les échanges gazeux du muscle pendant sa contraction, recherches qui conservent évidemment leur valeur quelle que soit l'opinion que l'on puisse avoir sur la nature des pigments musculaires. Je citerai simplement à ce propos pour mémoire, n'ayant point l'intention d'étudier ici la contraction, les expériences de Gerald Yeo (1885) sur la contraction du myocarde de la Grenouille, travail qui a été le point de départ de recherches plus récentes sur la contraction de divers muscles (Hénocque et Tripet sur le lapin, etc.).

En dehors de l'hémoglobine, ou plutôt en dehors des deux bandes classiques α et β qui paraissent immédiatement attribuables à un dérivé du pigment sanguin, le spectre musculaire paraît présenter un certain nombre de caractéristiques fort intéressantes, mais qui soulèvent des problèmes très complexes.

Dans une série de mémoires très importants, Mac Munn (1886-1887) a décrit des pigments spéciaux au muscle, qu'il a découverts spectroscopiquement. Nous analyserons le plus important de ces mémoires (1886) :

Mac Munn a recherché si, à côté des pigments respiratoires dits sanguins (hémoglobine, hémocyanine) il n'existe pas dans les divers tissus ou organes d'autres pigments respiratoires appartenant fondamentalement aux tissus eux-mêmes et capables de renforcer ou d'y remplacer l'action de ces pigments sanguins. A vrai dire, les pigments des tissus ou *histohématines* avaient été déjà soupçonnés par quelques

1. L'hémoglobine musculaire est d'ailleurs jusqu'à un certain point topographiquement indépendante de l'hémoglobine sanguine. Chez les animaux dont le sang contient de l'hémoglobine, la présence de ce pigment dans les muscles pourrait se concevoir facilement ; mais par contre l'hémoglobine musculaire subsiste dans quelques formes à la disparition de l'hémoglobine sanguine : je citerai le cas des muscles radulaires du Chiton, qui sont d'un beau rouge, et donnent les deux bandes vertes bien connues dites du spectre de l'oxyhémoglobine (Ray Lankester) alors que le sang ne contient point de ce pigment.

auteurs (Sorby, Krukenberg), mais sans être mis en évidence d'une façon nette.

A côté des histohématines de divers organes ou tissus (glandes génitales, œufs, organes d'excrétion, etc.) de nombreux types du règne animal, Mac Munn décrit des spectres d'un pigment respiratoire spécial au tissu musculaire (myohématine). Je cite *in extenso* les définitions de Mac Munn, pour permettre de se rendre compte de la manière dont il



1. Myohématine de *Musca vomitoria*.
2. — de *Geotrupes stercorarius*.
3. Myohématine de *Bombus terrestris*.
4. — de *Tegenaria cirilis*.
5. — du cœur d'*Astacus fluvialis*.
6. Myohématine du cœur de *Cancer pagurus*.
7. Myohématine du cœur d'*Homarus vulgaris*.
8. Myohématine du cœur de *Limax flavus*.
9. Myohématine du bulbe de *Limax flavus*.
10. Myohématine du cœur de *Rana temporaria*.
11. Myohématine du cœur de *Bufo vulgaris*.
12. Myohématine modifiée de *Lucanus cervus*.
13. Myohématine modifiée de *Bombus terrestris*.
14. Myohématine isolée.
15. — — par la pepsine et modifiée par NH₄HS.

Fig. 2. — Myohématine. Spectres divers schématisés d'après MAC MUNN.

conçoit les relations de ces divers pigments entre eux : « Myohæmatin may be considered as the true intrinsic colouring matter of muscle, and the histohæmatins the intrinsic colouring matters of the tissues and organs ; both may be reinforced or replaced at times by hæmoglobin when extra-activity of internal respiration is required ; probably the same radical may be made use of for building up all these pigments. »

Laissant de côté la part du mémoire relative aux autres histohématines, nous analyserons seulement celle relative à la myohématine. Comme technique, Mac Munn emploie un microscope binoculaire, sur

un des tubes duquel il place un microspectroscope, l'autre tube servant à examiner la préparation et permettant de choisir les portions du champ intéressantes. La préparation elle-même est un fragment de muscle serré dans un compresseur.

La myohématine, pigment jaune-rouge, est d'abord mise en évidence par l'auteur dans les spectres des muscles alaires de Coléoptères (muscles jaunes de l'Hydrophile et du Dytique) qui en donnent le spectre le plus net. Voici ci-dessus la nomenclature des bandes de cette myohématine pour quelques Coléoptères :

Geotrupes stercorarius (fig. 1, n° 2) :

Première bande	613-593 $\mu\mu$
Deuxième bande	567,5-561,5
Troisième bande	554,5-546
Quatrième bande	532-511,5

Hydrophilus piceus :

Première bande	613-593
Deuxième bande	569-563
Troisième bande	557-548,5

Lucanus cervus :

Première bande	557-548,5
Deuxième bande	532-516 ?

Cerambyx moscatatus :

Première bande	613-593
Deuxième bande	570,5-564,5 ?
Troisième bande	558,5-551 ?

Après les Coléoptères, Mac Munn a retrouvé ce spectre dans divers autres Insectes, puis dans plusieurs groupes du règne animal, qui seront énumérés plus loin.

Comme on l'a vu par les valeurs ci-dessus, et comme on le jugera surtout par la série de spectres que nous avons reproduits (fig. 1) d'après le mémoire de Mac Munn, le spectre de la myohématine présente de légères variations, mais un certain nombre de bandes fondamentales s'y retrouvent avec des positions constantes ; ce sont, dans l'orangé, entre **613** et **593**, dans le jaune entre **570** et **561**, dans le vert entre **558** et **548** : à partir de là, les diverses myohématines présentent le plus souvent une bande empiétant sur **E** et **b**, soit environ **532-511** ; quelquefois une bande située entre **b** et **F** empiétant sur **F** d'un côté, allant plus ou moins loin vers **b** de l'autre, et se fusionnant souvent avec la bande **Eb**. Enfin une bande bleu-indigo toujours présente et

plus ou moins étendue, commence entre **F** et **G**. Les spectres de Mac Munn s'arrêtent à **G**, et l'ultra-violet n'est pas envisagé (1).

Comme répartition, le spectre de la myohématine paraît donné par un grand nombre de muscles, mais il y a quelques muscles au contraire où Mac Munn ne le trouve point, ou le voit suppléé par d'autres pigments. C'est ainsi que le spectre de la myohématine se présente, comme nous l'avons vu, dans les muscles thoraciques des Insectes; chez les Crustacés, dans le cœur du Homard, du Pagure (*Pagurus bernhardus*), des Crabes (*Carcinus moenas*), de l'Écrevisse (*Astacus fluviatilis*), mais il ne paraît pas fourni par les muscles volontaires de ces animaux. Chez les Mollusques, le cœur en renferme (*Limax*, *Helix*, *Arion*), les muscles bulbaires également, mais dans certains cas seulement (*Limax flavus*); dans d'autres (bulbes de *Littorina littorea*, *Purpura lapillus*, *Trochus cinerarius*, *Patella vulgata*), la myohématine serait remplacée par de l'hémoglobine. Enfin, dans les Vertébrés, on trouve d'après Mac Munn tantôt une association de la myohématine et de l'oxyhémoglobine, tantôt un remplacement complet de celle-là par celle-ci; c'est ainsi que chez le Maquereau (*Scomber scomber*) le cœur et les muscles dorsaux (muscles pâles) ont de la myohématine, tandis que les muscles bruns latéraux paraissent présenter les bandes de l'oxyhémoglobine seule. Dans la Grenouille, la myohématine est très apparente dans le ventricule, un peu moins dans l'oreillette, et persiste à l'état de traces dans les autres muscles. Elle est particulièrement nette dans le cœur du Pigeon.

La myohématine se présente sous deux états correspondants l'un à l'oxyhémoglobine (myohématine *normale*), l'autre à l'hémoglobine réduite (myohématine *modifiée*): ce dernier spectre présente des différences assez notables avec le premier, que nous avons seul décrit jusqu'ici: les bandes rouge **613-593** et jaune **570-561** ont disparu, mais la bande au voisinage de **550** s'est étalée vers le rouge, et la bande ultime débutant entre **F** et **G** s'est rapprochée de **F**.

La myohématine, pigment *purement spectroscopique*, a-t-elle une existence définie au point de vue chimique? Mac Munn a tenté de l'isoler; dans le premier mémoire dont nous venons de parler, ainsi que dans un second (1887) consacré exclusivement à cette question, il a montré que certains extraits musculaires conservaient encore le spectre caractéristique de la myohématine, avec la propriété de donner le spec-

1. Je rappelle que les bandes de l'oxyhémoglobine ont comme valeur moyenne $\alpha = 577$, $\beta = 540$; α serait donc *en avant* de la bande jaune de la myohématine, vers le rouge, et β en arrière de la première bande verte.

tre modifié sous l'influence des réducteurs. Quoique nous laissions entièrement de côté la partie purement chimique de cette question, nous devons néanmoins rappeler que les tentatives faites par Mac Munn et d'autres auteurs à sa suite (Copeman) pour isoler la myohématine ont soulevé de nombreuses discussions et qu'en définitive les chimistes paraissent n'avoir eu qu'une médiocre confiance dans l'existence de ce pigment à l'état de corps défini et distinct des dérivés usuels de l'hémoglobine (Hoppe-Seyler, Lévy, Mörner, Lambling, Hammarsten) (1).

Après Mac Munn, des spectres de myohématine ont été signalés par quelques auteurs (Copeman, Hénocque) sans guère de modifications par rapport aux indications de Mac Munn. Hénocque admet cependant que la bande bleue de la myohématine modifiée serait interrompue vers **480 μ** par un éclaircissement. Cette indication est d'ailleurs donnée d'une manière assez peu affirmative.

Nous n'avons aucune indication sur les épaisseurs de muscles employées par les divers auteurs ci-dessus.

D'importantes recherches ont, plus récemment, été publiées sur les pigments musculaires par K. Mörner (1897) qui a étudié comparative-ment l'hémoglobine des muscles et du sang chez le Chien et le Bœuf (2). Il faut remarquer que Mörner, dans les muscles qu'il a étudiés, n'a pas retrouvé la myohématine de Mac Munn. La comparaison des substances colorantes du muscle et du sang lui a montré que ces deux substances ne sont pas identiques : les bandes d'absorption du muscle sont placées un peu plus vers le rouge que les bandes correspondantes du sang. Pour le Chien, le milieu de la bande α du muscle est **581,5**, tandis que celle du sang est **577,5**; le milieu de la bande β du muscle est sur **543,5**, celle du sang sur **540**. Des différences se poursuivent dans certains extraits et dérivés, mais non pour tous : le pigment extrait directement du muscle en solution aqueuse ne présente plus le décalage des bandes vers le rouge, il le récupère quand on le transforme en hémoglobine réduite, en CO-hémoglobine ou en méthémoglobine. Par contre, l'hémine produite aux dépens de ce pigment ne semble pas différente de l'hémine sanguine. Ces faits peuvent s'interpréter comme une différence des composants albuminoïdes ou des relations entre ceux-ci et les composants colorés dans les deux substances, différence qui est

1. On trouvera un aperçu de cette discussion dans le Mémoire de Lévy (1889), qui donne aussi la bibliographie ancienne des pigments musculaires : et dans la note de Mac-Munn (1889) qui répond aux critiques de Lévy (celui-ci comme Hoppe-Seyler, admet que la myohématine est de l'hémochromogène).

2. D'après la longue analyse de Hammarsten, in *Maly's Jahresberichte*.

en relation avec le fait que l'hémoglobine musculaire n'a jamais pu être obtenue cristallisée. Mörner propose le nom de *myochrome* pour le colorant musculaire.

Toutes les recherches précédentes n'ont porté que sur le spectre visible, je n'en connais pas d'effectuées sur l'absorption ultra-violette de muscles intacts. Seuls, les extraits ont été étudiés à ce point de vue par Soret (1883) qui donne une courbe d'absorption d'un échantillon de myosine préparée par Danilewsky (de la viande de Veau hachée, lavée à l'eau et pressée plusieurs fois, est acidifiée par HCl, puis filtrée sur toile, le liquide est neutralisé par NaOH, et le dépôt qui en résulte, redissous par HCl à 10/0, est filtré à nouveau). La solution étudiée par Soret contenait 7 gr. 5 de myosine par litre. La courbe d'absorption est analogue à celle de beaucoup d'autres albuminoïdes : il y a transparence avant **Cd 14**, même pour des épaisseurs fortes (10 mm.), puis une bande importante sur **Cd 17** encore sensible pour une épaisseur de 3 mm. ; vient ensuite une bande de transparence sur **Cd 18** pour des épaisseurs inférieures à 5 mm., et enfin, une grande bande d'absorption très importante débutant vers **Cd 21**. Aucune bande n'est indiquée, dans la courbe de Soret, pour la région du spectre comprise avant **R**, vers **D**. L'auteur fait remarquer la fluorescence violette de la myosine exposée aux radiations ultra-violettes.

Soret a également étudié une syntonine, résultant de l'action de HCl à l'ébullition sur les liqueurs précédentes. La courbe est d'allure analogue à celle de la myosine, mais plus décalée vers l'extrémité ultra-violette, et en particulier la bande de transparence **Cd 18** est reportée ici vers **Cd 20**.

Il y a lieu de remarquer que toutes les recherches dont il a été question jusqu'ici ont été effectuées sur des muscles striés. Sur des muscles lisses, les indications paraissent extrêmement rares : Hénocque déclare avoir recherché en vain la myohématine dans des muscles de vessie de Mammifères, et n'y avoir trouvé que les bandes de l'oxyhémoglobine. Nous laissons encore de côté un travail de Goebel, qui signale Hénocque, où est décrit dans la musculature intestinale de l'homme un pigment n'existant que pendant certaines périodes de la vie, et n'étant point par conséquent un des éléments fondamentaux du muscle.

En somme, toutes les recherches que nous venons d'énumérer se ramènent, indépendamment de toute opinion sur la valeur et l'origine des pigments musculaires, à montrer dans les spectres de muscles l'existence de certaines bandes plus ou moins générales assez caractéristiques, et paraissant spécifiques du tissu musculaire.

Il est à remarquer que l'on n'a aucun renseignement précis :

1° Sur les spectres des muscles lisses ;

2° Sur la portion ultra-violette des spectres de muscles entiers, les recherches de Soret ayant porté sur des extraits ;

3° Sur la répartition de l'absorption dans les différentes parties de la fibre striée.

C'est à cette troisième question que nous allons surtout tenter de répondre, ne voulant point nous engager pour le moment dans cette vaste question des pigments tissulaires. Il ne faut point se dissimuler d'ailleurs l'extrême difficulté de ce problème.

CHAPITRE II

Technique

Conditions générales. — Le problème qui se pose à nous dans l'étude de la répartition de l'absorption musculaire, est décomposable en trois degrés :

1^o Il nous faut d'abord arriver à obtenir ce que j'appellerai le *spectre brut* d'un muscle donné ; c'est-à-dire relever la topographie du spectre que donne un faisceau lumineux ayant traversé la préparation musculaire intéressante. Cette opération suppose, bien entendu, l'établissement du dispositif expérimental, son réglage et son étalonnage.

2^o Le spectre brut obtenu, une série d'éliminations et de comparaisons doivent avoir lieu : A) Il faut éliminer de ce spectre les bandes d'absorption appartenant en propre aux diverses parties du système optique intercalées sur le trajet des rayons lumineux (lentilles, lames, lamelles, etc.) ; les bandes sombres existant dans le spectre pur de la source ; enfin, si l'on opère photographiquement, les bandes de non-sensibilité de la plaque photographique pour diverses régions du spectre. Ces éliminations se font par comparaison avec un spectre témoin obtenu avec le dispositif entier fonctionnant à vide, sans préparation musculaire. — B) Il est nécessaire de comparer le résultat de cette élimination — ce spectre de second degré — avec des spectres du sang de l'animal. Il est essentiel en effet de noter quelles bandes de l'un se retrouvent dans l'autre, moins peut-être à cause de l'intérêt qu'il y a à déterminer dans le muscle les bandes pouvant dériver directement du pigment sanguin, qu'en raison de la présence fréquente du sang dans les interstices du paquet musculaire. L'existence inévitable dans la préparation de liquides interstitiels renfermant eux-mêmes le pigment sanguin, comme cela se passe pour la majorité des Invertébrés, représente une cause d'erreurs systématiques considérables, tendant à faire attribuer au muscle lui-même des bandes qui lui sont topographiquement étrangères. Pour tous les animaux à pigment sanguin dissous

dans le plasma, il vaut donc mieux dans ce que j'appellerai le *spectre pur* du muscle, mettre un gros point d'interrogation aux bandes coïncidant avec celles du sang *pris sous une épaisseur comparable* à celle qu'il peut avoir dans la préparation, et ne conserver qu'un spectre probablement incomplet mais dont les bandes appartiennent en toute certitude au muscle lui-même. Dans les Vertébrés par contre, ou dans une préparation mince de muscles bien faite on peut choisir une région d'où sont éliminés les globules sanguins (que l'on voit au microscope) et introduire tant bien que mal comme liquide interstitiel une solution saline connue, la cause d'erreur devient moins importante, et la comparaison reprend son intérêt vis-à-vis de l'hématologie musculaire. Quand au pigment propre du plasma sanguin des Vertébrés, il est négligeable spectroscopiquement sous les épaisseurs où nous employons nos préparations (ordre du millimètre).

3^o Les comparaisons et éliminations précédentes effectuées (bandes de la source, de la plaque, des liquides interstitiels) il nous reste le spectre pur du muscle — spectre de troisième degré — c'est-à-dire les bandes des substances constituantes du muscle seul (quelles que soient leurs origines et sur lesquelles aucun doute ne peut être élevé). Il y a lieu alors de se demander s'il est possible de préciser les localisations histologiques de telles ou telles de ces substances en étudiant la répartition topographique de l'absorption dans la fibre (1). Bien d'autres problèmes se poseraient en dehors de celui que nous allons chercher. Mais pour eux des recherches chimiques approfondies seraient une annexe indispensable, et à mon avis, pareil travail spectroscopique ne pourrait être fait que par un chimiste, comme complément à des recherches qualitatives sur la substance musculaire. Nous nous limiterons ici au strict problème de la Physique biologique, c'est-à-dire à la détermination des bandes propres du muscle et à leur localisation, indépendamment de toute interprétation chimique.

Le premier point, l'obtention du spectre brut, pourrait se faire d'une manière très simple par l'observation directe au spectroscopie. Il n'en est pas de même des derniers, qui exigent des comparaisons minutieuses, et par consé-

1. Nous avons dit jusqu'ici absorption du muscle et non des fibres musculaires pour la bonne raison que lorsqu'on met un paquet de fibres assez gros devant la fente du spectroscopie, il est impossible d'en séparer le tissu conjonctif du périnysium, par exemple, et les divers tissus autres que la fibre contractile elle-même. Lorsqu'il s'agit au contraire de localisations histologiques opérées sur des dissociations fort minces à l'aiguille ou la fibre peut être tant bien que mal isolée, le terme absorption de la fibre reprend un sens précis.

quent réclament l'emploi de spectrographes. Pour unifier les résultats, il est plus recommandable de faire l'étude entière spectrographiquement ; en effet l'œil et la plaque photographique, organes de sensibilités très différentes, sont loin d'enregistrer la même bande d'absorption avec les mêmes valeurs, tant au point de vue de l'intensité que des dimensions ; et, sauf le cas des bandes très bien limitées, il n'y a guère que les centres de gravité des bandes qui coïncident par les deux modes d'observation. Tous les résultats qui vont suivre ont été exclusivement obtenus par la photographie.

Appareils (fig. 3) — L'instrument employé a été un microspectroscope Nachet, type Sorby-Browning, s'adaptant sur le tube du microscope en place de l'oculaire. C'est un spectroscope à vision directe formé de trois prismes en flint précédés d'un petit collimateur à fente réglable par un bouton. Une lentille oculaire amène sur la fente l'image du champ microscopique.

On peut adapter en avant de la fente, en cas de besoin, un petit prisme à réflexion totale qui renvoie sur une partie de celle-ci des rayons venant directement de la source sans traverser le microscope ; un petit miroir latéral placé au niveau d'une ouverture du tube au voisinage du prisme sert à cette opération. On obtient de la sorte un second spectre adjacent à celui qui provient du champ microscopique, et pouvant servir à des repérages préliminaires, assez peu précis d'ailleurs ; cette addition n'est utile que dans l'observation directe par l'œil, les repérages sur spectrogrammes la rendant à peu près inutile, et l'on a tout avantage dans ce cas à employer la longueur totale de la fente pour les rayons issus du microscope.

J'ai transformé cet appareil en spectrographe en supprimant le diaphragme situé au-dessus des prismes, de façon à augmenter l'angle du cône des rayons émergeant, et en surmontant l'ensemble d'une chambre photographique. C'est une caisse en bois d'une vingtaine de centimètres de haut, s'enfilant au moyen d'une bague de bois sur le tube du spectroscope, et pouvant recevoir à sa partie supérieure des châssis à plaques 45×107 (plaques format Vérascope. Les châssis « Glyphos-

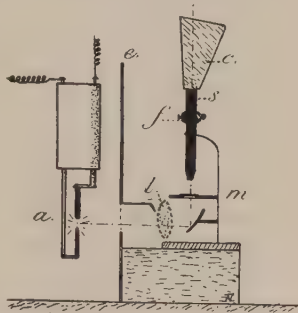


Fig. 3. — Schéma du dispositif du spectrographe.

a, arc à régulateur ; *e*, écran de protection ; *c*, chambre noire à fond incliné ; *f*, fente du collimateur, avec son bouton de réglage ; *s*, tube du spectroscope ; *m*, microscope ; *l*, lentille condensatrice utilisée dans quelques cas.

cope » de la maison Richard son extrêmement commodes pour ces opérations). La chambre est fortement asymétrique (fig. 3) par suite du rejet du spectre d'un côté de l'axe optique du microscope ; cet axe atteindrait la plaque à un centimètre environ de son bord central. Il est indispensable d'autre part que le châssis soit incliné sur l'axe optique, et non perpendiculaire comme c'est la règle dans les chambres photographiques ordinaires : on sait en effet qu'avec des lentilles qui ne sont pas rigoureusement achromatiques la distance focale se raccourcit d'ordinaire en même temps que la longueur d'onde, suivant une fonction d'ailleurs assez complexe et variant avec les systèmes optiques employés ; la surface focale d'un spectroscopie est le plus souvent hyperbolique, et il faudrait en réalité des pellicules souples épousant sa forme pour donner des spectrogrammes parfaits. Avec des plaques planes et rigides, on ne peut évidemment pas songer à avoir toutes les raies du spectre au point ; l'on ne peut qu'étendre la région de bonne mise au point en donnant à la plaque une inclinaison qui correspond à l'inclinaison moyenne de la courbe. Malgré tout, l'étendue maxima de cette région au point est assez faible, et il serait de toute nécessité, si on voulait des repérages extrêmement précis, d'étudier successivement les diverses régions du spectre, en rectifiant la mise au point pour chacune d'elles séparément.

La mise au point des raies s'obtenait, dans l'appareil que nous possédions, en réglant une fois pour toutes à la main la distance à la fente de la lentille collimatrice, qui était logée avec le train de prismes dans un tube coulissant à frottement dur au-dessus de la fente. Cette opération, d'ailleurs assez mal commode dans notre dispositif, nécessitait des précautions minutieuses pour garder l'arête des prismes parallèle à la fente, faute de quoi les raies n'auraient plus été perpendiculaires à l'élongation du spectre (4).

Je renvoie, pour la théorie des appareils spectraux, au traité classique de Kayser, ainsi qu'aux mémoires spéciaux : Néculea 1908, De Gramont 1909.

Dispositif et sources. — Le dispositif se concevra facilement à la figure ci-jointe (fig. 3). Disons seulement que nous avons évité autant que possible tout ce qui n'était pas indispensable comme lentilles (en particulier la multiplication des condensateurs entre la source et la préparation) et que nous avons pris le plus souvent comme objectif

1. A la rigueur pour beaucoup d'expériences un microspectrographe n'est pas indispensable, et un spectrographe ordinaire pourrait être employé. Quelques expériences par contre le nécessitent absolument.

une lentille de Bertrand à une seule lentille, de façon à ne point trop absorber d'ultra-violet, déjà en partie très éliminé par les prismes en verre eux-mêmes.

La source lumineuse employée a été exclusivement l'arc électrique, fonctionnant sur courant continu de 110 volts avec une vingtaine d'am-pères.

Après divers essais comparatifs avec des lampes à incandescence ordinaires, des bees Auer, et des Nernst, qui eussent donné des spectres continus ou à peu près continus, j'ai préféré l'arc pour plusieurs raisons : d'abord son intensité, qui permet de réduire le temps de pose et évite par conséquent toutes sortes d'inconvénients (modifications des préparations, voiles photographiques amenés par des lumières parasites ayant pu diffuser au niveau de l'objectif, risques de dérangements de l'appareil, etc.) ; ensuite l'extension de son spectre dans l'ultra-violet, assez faible ou nul dans les autres sources. Enfin, l'existence des raies brillantes d'émission, absolument indispensables dans les délicats repérages dont il sera question plus loin pour la localisation de l'absorption : dans les spectrogrammes extrêmement faibles que l'on obtient dans certaines de ces opérations, il est absolument illusoire de chercher à déterminer des bandes d'absorption directement, comme on le ferait par exemple pour une étude de l'hémoglobine. Le seul procédé pratique est de repérer un certain nombre de raies importantes, et de surveiller leur disparition. Les résultats sont peut-être moins esthétiques puisqu'une bande peut se trouver ainsi dissociée en trois ou quatre raies, mais il me semble qu'ils y gagnent en précision.

Nous avons employé diverses sortes d'électrodes, dans de nombreux essais (fig. 6) : d'abord, les électrodes en charbon ordinaire, très commodes mais qui donnent un spectre malheureusement très inégal, avec de fortes bandes, malgré d'assez nombreuses raies d'émission tenant aux impuretés. Nous avons eu avantage à augmenter le nombre de ces raies en ajoutant des parcelles de cadmium dans le cratère. D'autres essais ont été faits avec des associations d'électrodes métalliques et d'électrodes en charbon. Voici les plus importantes : Arc charbon-fer, obtenu, soit avec des charbons à âme métallique (la mèche remplacée par une tige de fer), soit avec une électrode en fer et l'autre en charbon. Très commode et possédant de très nombreuses raies ; malheureusement la région jaune, très faible par elle-même au point de vue photographique, n'a que peu de raies par rapport à l'ultra-violet. Il y a intérêt dans ce cas à employer en guise d'écran un condensateur, dont la lentille en verre diminue un peu l'intensité de l'ultra-violet et compense par conséquent dans une certaine mesure.

Nous avons encore employé des alliages métalliques, comme électrode négative ; l'autre électrode étant toujours constituée par un charbon. Parmi les alliages je signalerai celui de d'Arcet (Pb^5 , Bi^3 , Sn^3), celui de Wood (Pb^4 , Bi^8 , Sn^2 , Cd^2). Ces alliages très fusibles, doivent



Fig. 4. — Electrode constituée par une coupelle en terre contenant un alliage fusible et une hélice de fer.

être contenus dans une petite coupelle en terre (fig. 4) ; on peut très heureusement associer leur spectre à celui du fer, en plaçant au milieu de la coupelle une spirale de fil de fer. Enfin, pour profiter des avantages de l'arc charbon-fer tout en enrichissant sa région orangée, nous avons quelquefois ajouté dans l'axe du charbon, à l'âme métallique, un manchon de craie pulvérisée, les raies du calcium complétant assez bien celles du fer dans la région jaune-rouge.

Remarque importante : surtout avec les arcs métalliques la région de l'arc servant à éclairer la préparation n'est pas indifférente. On sait que l'anode et la cathode n'ont pas des spectres absolument identiques (voir Fabry et Buisson) ; quelle que soit l'électrode dont on utilise la lumière, il sera donc absolument nécessaire pendant l'exécution d'une même série comparative de spectrogrammes, de ne point changer l'orientation des condensateurs ou du miroir du microscope, de façon à laisser à la lumière incidente des caractères suffisamment constants. Pour les électrodes en fer on pourra d'ailleurs se guider sur le bel atlas de Fabry et Buisson où sont donnés les spectrogrammes des deux électrodes. Le procédé le plus commode pour éviter les erreurs consiste à projeter sur la préparation au moyen du condensateur et du miroir une image un peu agrandie de l'arc de façon à ce que l'on puisse choisir la région de celui-ci qu'intercepte la préparation.

L'étalonnage du spectrographe a été fait au moyen du Cadmium, dont les raies bien connues ont servi de base pour la graduation des spectrogrammes en longueurs d'onde. Cette graduation a été faite par la méthode classique d'interpolation graphique. Je rappelle qu'elle consiste à dresser sur papier quadrillé une courbe ayant pour abscisses les distances en millimètres des diverses raies du spectrogramme à l'une d'elles prise comme point de départ ; et comme ordonnées les longueurs d'ondes des mêmes raies. Il est facile, la courbe établie, de trouver la longueur d'onde d'une raie quelconque intermédiaire entre les raies étalons, si l'on connaît sa distance à l'une de celles-ci, mesurée sur le spectrogramme. On trouvera ci-joint une courbe d'étalonnage de nos spectrogrammes (fig. 5) ; les raies du spectre du Cadmium employés pour cet étalonnage ont été (fig. 6) :

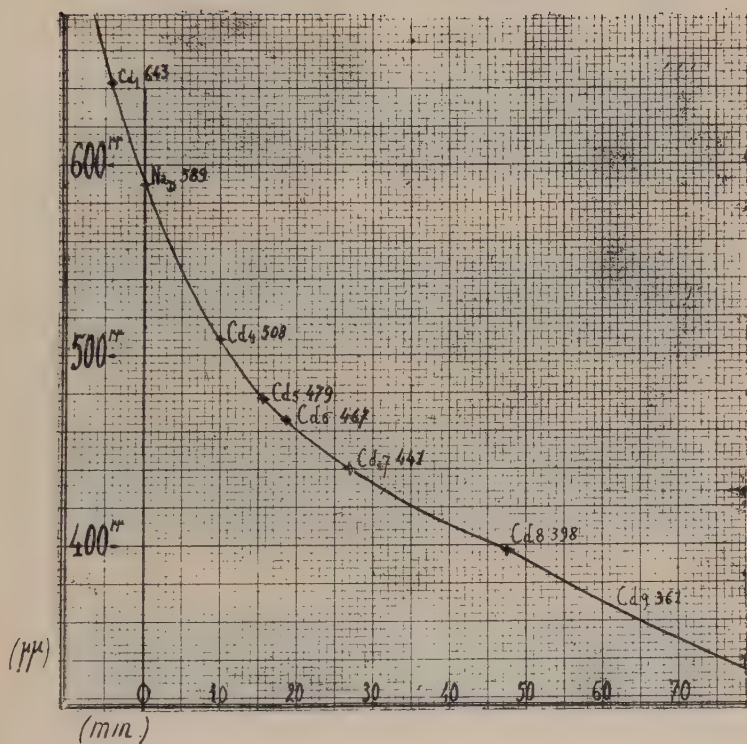


Fig. 5. — Courbe d'étalonnage des spectrogrammes de ce chapitre, d'après les raies du Cd. En ordonnées, les longueurs d'onde en $\mu\mu$; en abscisses, les distances en millimètres des raies à la raie Na_D prise comme origine.

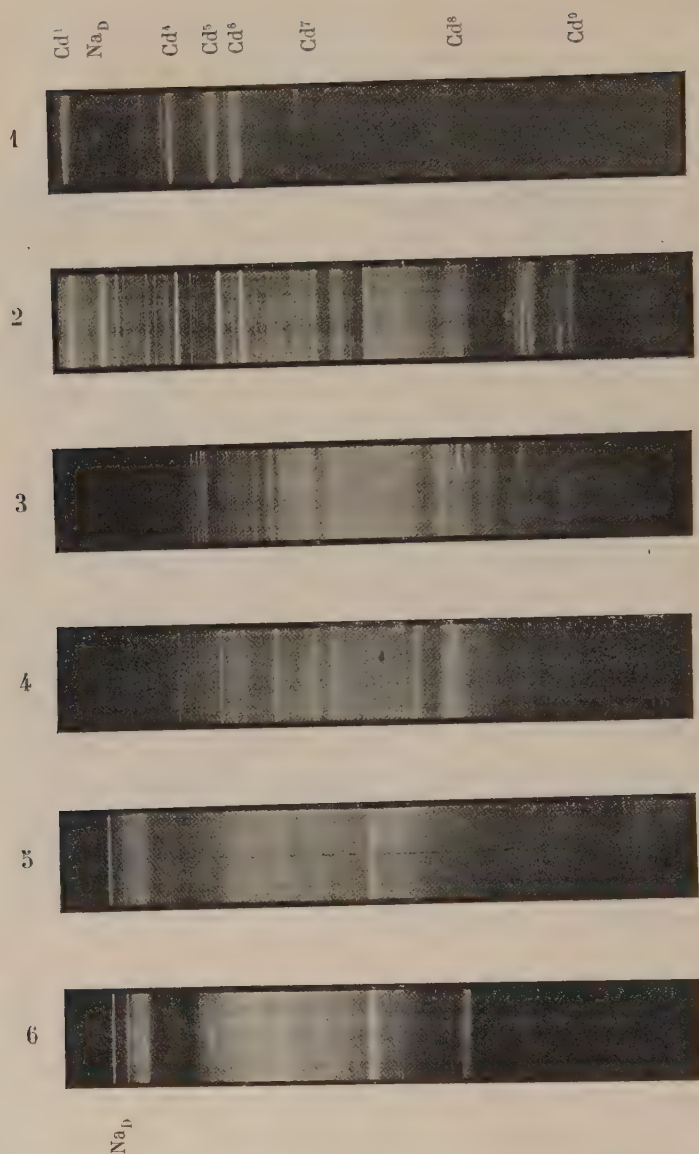


Fig. 6. — Spectre des diverses sources.

- 4) Arc au Cd (plaques panchromatiques Wratten); 2) charbon + Cd (panchr. Wratten); 3) Charbon + Fe (panchr. Lumière); 4) Alliage de Wood + Fe (panchr. Lumière); 5) Charbon ordinaire (chromo Isolar); 6) id. avec interposition des nicols parallèles.

Orangé	Cd1	643
(Jaune	NaD	589)
Vert	Cd4	508
Bleu	Cd5	479
	Cd6	467
Indigo.	Cd7	441
Violet	Cd8	398
Ultra-violet.	Cd9 (?)	361

La détermination de ces raies a été faite par mon collègue et ami J. Carvalho, préparateur au laboratoire de physique, à qui des travaux antérieurs sur le spectre de Cd ont donné une compétence particulière sur ce sujet.

Précision. — La courbe d'interpolation que nous avons employée avait comme abscisses, des longueurs doubles de celles du spectrogramme ; comme ordonnées, un millimètre pour $2\ \mu\mu$ (échelle double de la courbe ci-jointe). Les approximations sont de l'ordre du $\mu\mu$: Du fait de la non-coïncidence de la plaque rigide avec la surface focale du spectroscopie, il est évident que la position d'une raie est d'autant moins précise qu'elle sera plus loin vers l'extrémité ultra-violette du spectre ; d'autre part l'inclinaison beaucoup plus faible de la courbe sur l'axe des abscisses dans la région ultra-violette diminue en partie l'importance de cette imprécision dans la réduction en longueurs d'ondes. Sauf dans les toutes dernières raies, les erreurs paraissent devoir être inférieures à $3\ \mu\mu$: il nous a semblé que pour le moment une précision plus grande n'était guère utile en pareil sujet.

Préparations. — Les préparations employées ont été faites suivant deux procédés : l'un, que nous appellerons pour la commodité, préparations *planes*, consiste à loger suivant le procédé classique le tissu entre lame et lamelle parallèles. L'épaisseur approximative des préparations est alors obtenue en rendant la lamelle solidaire d'un compresseur dont la course est graduée en millimètres. Dans l'autre procédé, ou préparations *en biseau*, le tissu à étudier est logé dans un dièdre de verre, de telle sorte que ce tissu se montre sous une variation continue d'épaisseur entre deux valeurs qu'il est facile de mesurer par l'élongation du biseau projetée à l'état d'image. Ce procédé très commode (et déjà employé par Wood) n'est pas absolument rigoureux au point de vue théorique, puisque nous constituons ainsi un prisme qui a sa dispersion propre ; mais il est absolument impossible d'employer pour des tissus qui ne sont pas déformables à volonté les cuves à éche-

lons que l'on utilise ordinairement pour les liquides. La dispersion d'un pareil biseau, sion le prend surtout d'angle petit, se montre presque nulle; en n'utilisant qu'un grossissement très faible (lentille de Bertrand) et en faisant passer devant la fente du collimateur un tel biseau sur une longueur de plusieurs centimètres, il semble que les erreurs dues à la dispersion propre du biseau doivent dépasser la précision que nous utilisons dans ce genre de recherches. Il est à remarquer en tout cas que l'erreur produite par la dispersion du biseau serait principalement de reporter les radiations de l'extrémité ultra-violet vers la base du biseau, c'est-à-dire en somme de faire attribuer à une épaisseur donnée de la substance une absorption ultra-violet moins grande qu'en réalité. Or nous verrons que cette absorption est extrêmement considérable, et dès les plus faibles épaisseurs.

Restent les questions de dispersion anormale. Aussi pour plus de sécurité les préparations en biseau n'ont jamais été employées seules, et ont toujours été faites concurremment à des préparations planes des mêmes organes sous diverses épaisseurs, qui leur servaient de points de comparaison.

Technique photographique. — 1^o *Plaques.* — Nous avons essayé conjointement les Orthochromatiques série A de Lumière, les A. G. F. A. Chromo-Isolar, les Panchromatiques Lumière, les Panchromatiques antihalo de Wratten. Les deux premières sortes sont très commodes pour les essais préliminaires, par suite de la facilité de leurs manipulations, ou pour des études de régions isolées. Mais leur sensibilité ne commence qu'au voisinage de la raie **D** et toute la portion rouge échappe à l'examen. Les Panchromatiques donnent évidemment de bien plus beaux résultats, le seul ennui est la nécessité de les développer dans l'obscurité. Avec les Panchromatiques Lumière, les spectrogrammes obtenus ont près de 80 millimètres de long, et s'étendent depuis **640** environ jusqu'à une région avancée de l'ultra-violet (**340** environ dans notre dispositif). Avec les Panchromatiques Wratten et Wainwright, le spectrogramme atteint 85 millimètres de long, l'extension portant sur la région rouge.

2^o *Dispositions.* — De façon à rendre plus facile la comparaison des spectrogrammes, ceux-ci ont été pris par séries avec un certain nombre de précautions: les séries sont constituées par des groupes de spectrogrammes, tels par exemple que les trois suivants: A) Spectre la source, la lumière traversant le système optique du microscope tel qu'il doit être employé, ainsi que les lames de verre qui serviront ultérieurement à la préparation. B) Spectre des liquides interstitiels (sang, etc.) sous

une épaisseur en rapport avec celle qu'ils peuvent représenter dans la préparation (1). C) Spectre du paquet de fibres musculaires.

Sauf indications spéciales, les précautions prises ont été dans chaque série la constance de temps de pose, de largeur de fente, et bien entendu de marque de plaques. Les seules inconnues inévitables sont les variations accidentelles de l'arc, négligeables en raison du grand nombre de spectrogrammes effectués qui permet d'apprécier des moyennes, et les pertes de lumière par diffusion ou diffraction au niveau de l'objet.

Enfin dans plusieurs circonstances nous avons eu intérêt à développer en même temps dans le même bain les clichés d'une même série, de façon à ne point faire trop de différence de « poussée » des clichés, dans d'autres cas, on les a au moins développés pendant des temps égaux dans des bains équivalents. La chose s'impose du reste avec les plaques panchromatiques, que l'on développe dans l'obscurité sans guère d'autre guide que la montre. De même dans les tirages en positifs sur papier, nous avons autant que possible employé pour une même série des conditions comparables.

Bien entendu, lorsque les spectrogrammes ont été pris en lumière polarisée, le spectrogramme des nicols a été ajouté à la série. Nous l'avons pris de deux manières : ou bien les nicols parallèles (fig. 6), le pléochroïsme de la calcite est tellement négligeable que l'absorption des nicols parallèles ne doit pas offrir de différences sensibles avec celle des nicols croisés, ou bien les nicols croisés, la lumière étant rétablie par un mica $1/4\lambda$, dont le rôle dans diverses séries sera expliqué plus loin.

Pour ces spectrogrammes en lumière polarisée, nous avons cru bon de noter d'une façon précise la direction de la fente du collimateur par rapport aux caractéristiques de symétrie de la préparation et des nicols : il n'est pas sûr qu'en raison de certains phénomènes de polarisation par diffraction cette orientation soit négligeable.

Dernier détail : les spectres montrent quelquefois, surtout en lumière

1 Quelle épaisseur faut-il donner à ces liquides dans cette opération ? Dans le cas où ils sont très peu absorbants, comme le sang de l'écrevisse, les limites sont assez élastiques, et il ne semble y avoir aucun inconvénient à leur donner une épaisseur voisine de celle du muscle. Il n'en serait pas de même pour le sang des Vertébrés qui est beaucoup plus absorbant que les muscles. Nous nous sommes tirés d'embarras dans la plupart des cas en prenant des spectrogrammes de diverses épaisseurs du sang, et en interpolant avec eux la courbe approximative de son absorption en fonction de l'épaisseur. Pour l'hémoglobine, de pareilles courbes peuvent se construire tant bien que mal avec les données bibliographiques

polarisée (avec mica quart d'onde par exemple) des cannelures de Fizeau, qui semblent dues non pas à la préparation biréfringente dont la teinte est du premier ordre, mais bien à des interférences produites entre les rayons directs traversant la préparation et des rayons réfléchis plusieurs fois entre la lamelle et la lame (ou surtout entre les lames de garde du mica quart d'onde) : cet ensemble se comporte en somme un peu comme les étalons interférentiels de Fabry et Buisson.

Pour se débarrasser de cette cause d'erreur, il faut ou supprimer la lamelle, ou éviter que la lame et la lamelle soient exactement parallèles (il suffit de presser un peu sur un coin de celle-ci), de telle sorte que les franges d'interférence ne soient plus annulaires mais deviennent symétriques par rapport à une direction quelconque, il est alors facile d'orienter la fente du spectroscope par rapport à cette direction de façon à ce que les cannelures du spectre soient obliques sur les raies d'émission, et on peut, de la sorte, les différencier des bandes d'absorption.

Localisation des bandes dans la fibre striée.

Des différences d'absorption entre les divers disques de la fibre striée sont sensibles au simple examen microscopique direct : les disques Q paraissent en général plus brunâtres que les disques I.

On sait d'ailleurs que les premiers histologistes avaient caractérisé ces deux éléments principaux de la striation musculaire sous le nom de disques sombres et de disques clairs, et attribué à des causes probablement accessoires (différences de réfrangibilité) le substratum objectif de ces qualités. Les différences d'aspect des deux stries reposent évidemment sur un ensemble de phénomènes assez compliqué, mais où l'absorption paraît malgré tout jouer le rôle prépondérant.

Du fait de la complexité du phénomène, l'examen direct se montre absolument insuffisant pour mettre en évidence ces variations d'absorption.

Le seul procédé rigoureux pour étudier la localisation de l'absorption serait d'isoler nettement un disque de la fibre dans le champ du microscope, et de projeter l'image de ce disque sur la fente du collimateur. Pratiquement, cette opération n'a pas de sens : pour un pareil isolement, la préparation doit être extrêmement mince, par conséquent d'absorption tout à fait négligeable. De plus, le peu d'étendue de l'objet fait que les bandes seraient de l'ordre des stries pouvant être produites par des irrégularités de la fente du collimateur.

Nous avons dû employer une autre méthode, beaucoup plus compliquée et plus longue, qui consiste à introduire des différences d'intensité entre les faisceaux de rayons lumineux ayant traversé les divers disques de la fibre.

Cette méthode a pour base une comparaison entre les spectrogrammes d'une même fibre musculaire, en lumière naturelle et en lumière polarisée. Si, en effet, nous spectrographions entre nicols croisés une fibre placée à 45 degrés des plans principaux des nicols et d'épaisseur assez mince pour que les divers disques ne chevauchent pas les uns sur les autres (c'est-à-dire entre 0 mm. 05 et 0 mm. 1), les stries Q biréfringentes fourniront la presque totalité de la lumière issue du nicol analyseur. L'intensité lumineuse des rayons dépolarisés sur le disque Z est tout à fait minime, I et le reste du sarcoplasme sont à peu près éteints, et, surtout si l'on envoie de la lumière parallèle, ne peuvent être traversés qu'accidentellement par les rayons échappés des disques Q : de sorte que vis-à-vis de la plaque photographique ces rayons douteux sont certainement négligeables à côté de l'intense éclaircissement fourni par les disques Q (1).

Pour rendre cette méthode complètement correcte, une série de spectrogrammes-témoins accessoires, doivent être pris en même temps : il faut, en effet, éliminer du spectre du muscle en lumière polarisée les bandes interférentielles ayant pu apparaître du fait de la polarisation chromatique de la préparation, ainsi que les bandes d'absorption des nicols eux-mêmes. Le premier de ces spectrogrammes accessoires s'obtient facilement en superposant à la préparation un mica quart d'onde, qui aurait pour effet de décaler dans le spectre les bandes interférentielles ; le second en enlevant la préparation et en conservant simplement le quart d'onde entre les nicols croisés. Bien entendu, ces quatre spectrogrammes d'une même série sont faits dans des conditions comparables (même temps de pose, de développement, même marque de plaques, etc.).

Un problème délicat se pose relativement à l'intensité lumineuse des

1. La marche de la comparaison se conçoit facilement, et peut se schématiser ainsi :

1^o Une bande musculaire visible seulement en lumière naturelle, et non en lumière polarisée, appartient exclusivement aux éléments du muscle qui ne sont pas biréfringents (strie I) ;

2^o Une bande musculaire visible seulement en lumière polarisée, et nulle (ou très notablement affaiblie) en lumière naturelle doit être considérée comme appartenant aux éléments biréfringents (strie Q) ;

3^o Une bande musculaire visible sans modifications appréciables, aussi bien en lumière naturelle qu'en lumière polarisée n'a pas de localisations spéciales.

divers spectres : en faisant deux spectrogrammes d'une même préparation, l'un, par exemple, en lumière polarisée, l'autre en lumière naturelle, on se trouve en présence de deux spectres d'intensités très dissemblables, qu'il sera par conséquent assez difficile de comparer. Faut-il augmenter le temps de pose de l'un des spectres ? Ce ne serait guère prudent, étant donné que l'on n'a point de renseignements, le plus souvent, sur la courbe de sensibilité des émulsions, et qu'on risque de favoriser ainsi telle ou telle radiation. Je n'ai trouvé qu'un moyen d'influencer équitablement l'intensité totale du spectre, c'est d'augmenter ou de diminuer très légèrement la largeur de la fente du collimateur. Ce procédé, employé dans des limites de variation très faibles, m'a donné d'assez bons résultats ; on arrive ainsi avec un peu d'habitude à avoir des spectrogrammes suffisamment comparables.

Cette méthode d'élimination, à cause même de sa complication, n'a évidemment pas la rigueur absolue de la méthode directe, mais il est difficile d'obtenir plus que des approximations dans des expériences aussi délicates.

CHAPITRE III

Etude des spectrogrammes

1) *Matériel.* — Nous avons pris comme matériel trois sortes de muscles :

1° Fléchisseurs abdominaux et muscles de la pince de l'Écrevisse (*Astacus leptodactylus* Escholtz);

2° Gastrocnémiens, muscles de la cuisse, mylohyoïdien de la Grenouille (*Rana esculenta*);

3° Adducteur postérieur de la moule (*Mytilus edulis*).

Tous ces muscles ont été examinés frais, dès leur enlèvement de l'animal, soit vivant, soit tué par hémorragie ou destruction des centres nerveux, de sorte que les spectres correspondent aux spectres normaux des auteurs et non aux spectres réduits ou modifiés. Tous ces muscles sont en état relâché et non contractés.

2) *Discussion des procédés d'élimination.* — L'introduction d'un paquet de fibres musculaires devant la fente d'un spectroscopie produit un assombrissement général du spectre, déjà indiqué sans interprétation par quelques auteurs (Hénocque); il me paraît dû sans aucun doute, non à une faible absorption portant sur la totalité du spectre, mais à une diminution d'intensité du faisceau lumineux par les pertes énormes que produisent la diffraction et les réflexions latérales au niveau du muscle. Le paquet de fibres présente, en effet, aux rayons incidents un grand nombre de surfaces d'hétérogénéités à variations plus ou moins brusques d'indices de réfraction, sans compter les divers colloïdes à gros grains qui forment sa substance intime et qui diffusent, eux aussi, énergiquement la lumière. L'examen ultra-microscopique, dont il sera question plus loin, permet d'ailleurs d'avoir une idée très nette de tous ces phénomènes de perte.

La connaissance de cet assombrissement indépendant de l'absorption nous conduit logiquement à admettre que, toutes les fois que nous verrons dans un spectre musculaire brut une bande sombre coïncidant

exactement comme position avec une bande donnée par la source seule, mais avec un renforcement même notable sur celle-ci, nous n'aurons aucun droit de considérer ce renforcement comme résultant de l'existence d'une bande propre du muscle.

Seul, le cas où les bandes en coïncidence de l'arc et du muscle seraient hétérogènes et montreraient des variations intrinsèques d'intensité non disposées dans la même sériation, permettrait d'admettre que le muscle a sa part propre dans la formation de la bande ; il resterait alors à déterminer, par une élimination facilement concevable, quelles portions de la bande de l'arc sont réellement renforcées par l'absorption du muscle.

Le même raisonnement peut également s'appliquer dans la comparaison des spectrogrammes du sang avec ceux des muscles, sous cette réserve toutefois que nous employons en général le sang sur une épaisseur exagérée par rapport à celle qui mériterait la proportion des liquides contenus dans les interstices des fibres et qu'il s'établit de ce fait une légère compensation ; nous rachetons en partie, sans aucune précision d'ailleurs, par l'exagération de l'absorption du sang, un assombrissement qui peut tendre vers celui des pertes de lumière dans le muscle. Les deux spectrogrammes sont donc plus directement comparables, et avec moins de précaution que dans le cas de l'arc.

On doit également tenir compte de l'assombrissement général du spectre musculaire dans la disparition des raies d'émission de l'arc : on ne peut considérer avec certitude une raie disparue par absorption, que lorsque d'autres raies voisines moins intenses du spectre de l'arc ont subsisté après sa disparition.

Ce travail d'élimination, par toutes les précautions qu'il exige est extrêmement minutieux, doit être fait sur le négatif lui-même, et est assez pénible pour l'opérateur. Il y a intérêt dans beaucoup de cas à opérer conjointement avec plusieurs sortes de plaques.

3) *Comparaison des spectrogrammes.* — Les comparaisons des spectres ont été faites sur négatif, par superposition directe des deux clichés à comparer. Un certain nombre de raies importantes (raie **D**, diverses raies de Cd, etc.) permettait une superposition rigoureuse, gélatine contre gélatine. Des tirages en positif sur divers papiers (surtout gélatino-bromure C de Lumière) étaient examinés corrélativement.

Ce procédé de superposition des négatifs est le seul qui rende les comparaisons possibles sans des mesures extrêmement minutieuses sur chaque spectrogramme, et c'est peut-être un des plus précis.

4) **Notations.** — Nous avons conservé dans tous les tableaux pré-

liminaires et dans la discussion de l'élimination, une notation des bandes et des raies d'après leurs distances en millimètres à la raie **D** mesurées sur les spectrogrammes. Il était absolument inutile de faire de longues transformations en longueurs d'onde pour des éléments à l'élimination desquels la discussion devait fatalement conduire. La notation en longueurs d'onde n'a été introduite à côté de la première qu'une fois les éliminations faites, et c'est elle qu'on trouvera dans les spectres purs définitifs.

Pour éviter les confusions, les notations en millimètres seront indiquées en *italiques*, les notations en μ en **caractères gras**.

Plus de deux cents spectrogrammes ont été faits pour l'établissement de ce travail.

I. — *Muscles d'Ecrevisse.*

Préparations comparatives des fléchisseurs abdominaux et du sang de l'Ecrevisse; la comparaison est résumée dans le tableau ci-joint :

Astacus leptodactylus Esch.

TABLEAU I. — Résumé des caractéristiques comparatives des spectrogrammes de la *source*, du *muscle* de 0 mm, 1 à 4 mm. d'épaisseur (préparations en biseau), du *sang* de 0 à 2 mm, 5 d'épaisseur.

[Séries D1 et D2. Plaques chromo-Isolar, pose 2 minutes 1/4. Objectif : lentille de Bertrand (Pl. I)]. Notations provisoires d'après la distance en *mm.* à la raie **D 589** sur les spectrogrammes; à partir du moment où elles sont totalement absorbées, les raies spectrales sont notées entre []. Les bandes sont intercalées entre des ().

Astacus leptodactylus Esch.

Régions du spectre

Jaune-vert-bleu :

(I)

(II)

Source.	a)	Bandes de l'arc seul.	Bande faible de (0 à 1 mm, 9), divisée en deux régions (0 à 0,8) forte et (0,8 à 1,9) faible.	Bande faible de (5,0 à 16) renforcée de (5 à 7); (8,5 à 11,5); (13,5 à 16) beaucoup moins intense que les deux autres.
	b)	Raies d'émission de l'arc.	D 1,9.	7-8,5 11,5 15 18,5.
Muscle brut de 0 mm, 1 à 1 mm.	c)	Bandes.	Bande renforcée et un peu élargie de (0 à 2). Régions (0 à 0,8) forte, (0,8 à 1,4) faible, (1,4 à 2) intermédiaire.	Bande renforcée de (4,5 à 16,5). Mêmes variations que l'arc (4,5 à 7) et (8,5 à 11,5); (13,5 à 16,5) presque aussi intense que les deux autres.
	d)	Raies absorbées [O] et raies passantes.	D 1,9 affaiblie.	7-8,5 affaiblies, 11,5 et 12,5 très affaiblies; 15; 18,5.
Sang brut de 0 à 0 mm, 5.	e)	Bandes.	Bande légère de (0 à 1,9), correspondant à celle de l'arc.	Bande faible de (4,5 à 16), comparable à celle de l'arc, la variation (13,5 à 16) moins intense que les autres.
	f)	Raies absorbées [O] et raies visibles.	D 1,9.	7-8,5 11,5 15 18,5.
Muscle brut de 2 à 3 mm.	g)	Bandes.	Bande renforcée et élargie de (0 à 2,5) variations noyées.	Bande renforcée de (4,5 à 16,5). Mêmes régions que celle de l'arc, mais les trois presque aussi intenses.
	h)	Raies absorbées [O] et raies visibles.	D 1,9 affaiblie.	7-8,5 très affaiblies, [11,5] 15 18,5.
Sang brut de 1 à 1 mm, 5.	i)	Bandes.	Bande légère de (0 à 1,9), un peu renforcée sur celle de l'arc.	Bande faible de (4,5 à 16) un peu renforcée sur celle de l'arc.
	j)	Raies absorbées [O] et raies visibles.	D 1,9.	7-8,5 11,5 peu affaiblie, 15 18,5.
Muscle brut de 3 à 4 mm.	k)	Bandes.	Bande renforcée et élargie de (0 à 3,5-4).	Bande renforcée de (4,5 à 16). Variations presque complètement noyées.
	l)	Raies absorbées [O] et raies visibles.	D affaiblie [1,9].	[7-8,5][11,5][15][18,5]
Sang brut entre 2 et 2 mm, 5.	m)	Bandes.	Bande légère un peu renforcée et élargie sur celle de l'arc.	Bande faible de (4,5 à 16) un peu plus renforcée sur celle de l'arc.
	n)	Raies absorbées [O] et raies visibles.	D 1,9.	7-8,5 affaiblies, 11,5 peu affaiblie; 15; 18,5 affaiblie.

Astacus leptodactylus Esch. (Suite).

Bleu-indigo :

Régions du spectre

(III)

(IV)

(V)

Source.	a)	Bande faible de (20,5 à 21,5).	Bande faible de (23,5 à 27).	Bande faible de (27,5 à 34).
	b)	20,5, 21,5.	24,9, 27,5.	

Muscle brut de 0 mm. 1 à 1 mm.	c)	Bande renforcée et élargie de (18,5 à 21,5).	Bandes renforcées de (23,5 à 27), et (27,5 à 34).	
	d)	6 raies entre 20 et 23,5.	24,9 a faibli.	27,5.

Sang brut de 0 à 0 mm. 5.	e)	Bande faible de (20 à 21,5).	Bande faible de (23,5 à 27).	Bande faible de (27,5 à 34), un peu plus forte que celle de l'arc.
	f)	Raies de l'arc visibles entre 20 et 21,5.	24,9 très peu affaiblie. 27,5.	

Muscle brut de 2 à 3 mm.	g)	Bande de (18,5 à 21,5).	Bandes renforcées de (23,5 à 34).	
	h)	6 raies très faibles entre 20 et 23,5.	24,9 très faible. 27,5.	

Sang brut de 1 à 1 mm. 5.	i)	Bande faible de (20 à 21,5).	Bande (23,5 à 27) un peu plus forte que celle de l'arc.	Bande renforcée de (27,5 à 34).
	j)	Raies de l'arc visibles 20,5. 21,5.	24,9 un peu affaiblie. 27,5.	

Muscle brut de 3 à 4 mm.	k)	Bande de (18,5 à 21,5).	Bande renforcée de (23,5 à 34,5).	
	l)	5 raies très faibles entre 20 et 23,5.	[24,9] traces de 27,5 ?	

Sang brut entre 2 et 2 mm. 5.	m)	Bande faible (20 à 21,5).	Bande (23,5 à 27) à peine plus forte que celle de l'arc.	Bande (27,5), nettement renforcée.
	n)	Raies de l'arc 20 à 21,5.	24,9 affaiblie. 27,5 un peu affaiblie.	

Les lettres a, b, c, etc., renvoient aux indications de la première colonne du tableau précédent.

Astacus leptodactylus Esch. (Suite).

Violet, ultra-violet :

Régions du spectre

	(VI)	(VII)	(VIII)
Source.	a) Bande légère de (40 à 43).	Bande forte de (56,5 à 58).	Bande forte de (61 à 66).
	b) Groupe de raies 34-39. (34-35 plus importantes) 3 raies faibles 44-45. 3 raies faibles 45,5 46,5 47.	5 raies de 53,5 à 56,5. 5 raies de 58 à 61.	Groupe de raies 67 à 77.
Muscle brut de 0 mm, 1 à 1 mm.	c) Bande légère de (40 à 43).	Très forte bande de 43 environ à 77 environ (extrémité du spectrogramme).	
	d) Groupes 34-39, 44-45, 46,5.	Traces de 47. Traces de 4 raies 53,5-55,5 [56,5]. Traces très faibles de 3 raies 58-61.	[61][67] traces de 2 raies 68-71 [71-77].
Sang brut de 0 à 0 mm, 5.	e) Bande légère (40-43).	Bandes fortes (47,5-53,5) et (56,5-58).	Bande forte de (61 à 66).
	f) Groupes 34-39 et 44-45 3 raies affaiblies 45,5-46,5 47.	5 raies de 53,5-56,5 et de 58 61.	Raies 66-77 affaiblies mais nettes.
Muscle brut de 2 à 3 mm.	g) Très forte bande de 40 environ à l'extrémité (77) du spectrogramme.		
	h) Groupe 34-39 [44-45] [46,5].	Traces de 47 ? [53]. Traces de 54,5 [55,5] [56,5] [58-61].	[67,77].
Sang brut de 1 à 1 mm, 5.	i) Bande plus forte (40-43).	Bandes fortes (47,5-53,5) (56,5-58).	Bande forte (61-69).
	j) Groupe 34-39, 44-45 très affaiblies 3 raies affaiblies 45,5-46,5-47.	3 raies affaiblies 53,5-54,5-55,5. 3 raies affaiblies 58-59-61 ?	Traces de 69-77 ?
Muscle brut de 3 à 4 mm.	k) Très forte bande 39-extrémité (77).		
	l) [46,5] [47].	[53-55,5] [58-61].	[68-77].
Sang brut entre 2 et 2 mm, 5.	m) Bande (27-35) nettement renforcée. Bande plus forte (40-43).	Bandes fortes (47,5-53,6) (56,5-58).	(61-69).
	n) Groupe 34-39 très peu affaibli vers l'U V. Raies très affaiblies 44-45.	3 raies affaiblies 53,5 54,5 55,5.	Raies presque nulles 69-77.

Discussion de l'élimination. — 1^o *Bande I.* La bande, de 0 à 1,9 existe faiblement dans le spectre de l'arc, où elle est divisée en deux régions, l'une plus forte au voisinage de la raie **D 589**, l'autre plus faible du côté de la raie **572**. On retrouve cette bande dans le spectre du sang, sans guère de modifications sensibles, aussi bien dans son intensité totale que dans les variations intrinsèques de celle-ci. Dans le muscle de 0 mm. 1 à 1 mm. d'épaisseur, un nouveau caractère s'ajoute : outre un renforcement général de la bande, qui n'a point d'intérêt pour les raisons que nous avons énoncées plus haut, nous remarquons que les variations de l'intensité à l'intérieur de la bande ont subi des modifications. La région forte 0-0,8 se retrouve comme dans le spectre de l'arc, mais la région faible 0,8-1,9 de l'arc est remplacé par une région faible 0,8-1,4, puis une région forte 1,4-2. Ce renforcement partiel avec étalement 1,4-2 doit donc être considéré comme dû à l'absorption propre du muscle. Il ne paraît se trouver rien d'analogue dans les spectres du sang, même aux examens les plus attentifs sur les négatifs eux-mêmes.

A mesure que le muscle augmente d'épaisseur, cette bande 1,4-2 s'étend vers le violet : en effet, nous voyons la bande générale I, outre son renforcement qui s'accroît de plus en plus, s'élargir peu à peu ; cet élargissement, qui empiète au fur et à mesure sur une bande brillante du spectre de l'arc, ne doit pas être dû à des pertes de lumière, qui auraient agi sur la bande brillante entière et non sur une de ses parties seulement. Il est donc vraisemblable que c'est la bande musculaire 1,4-2 qui a cru jusqu'aux dimensions 1,4-3,5 ou 4 mm. environ. Cette extension s'accompagne d'une absorption rapide de la raie 1,9 dont nous verrons l'importance tout-à-l'heure.

2^o *Bande II.* — Cette grande bande II est probablement liée à la nature des émulsions des plaques : elle se produit, faiblement il est vrai, avec les diverses sortes de plaques (sauf les Wratten) dans les spectres purs des sources aussi bien avec l'arc au charbon qu'avec le bec Auer et la lampe Nernst. Cette bande II du spectre de l'arc contient trois régions, l'une médiane (8,5-11,5), plus sombre, les deux autres extrêmes (5-7 et 13,5-15,5) un peu moins accentuées, la dernière surtout est nettement moins intense. Dans le muscle, la distribution, outre un renforcement général, est à peu près la même, sauf que la première et surtout la dernière sous-bandes sont relativement plus intenses ; la dernière est en outre un peu plus large (13,5-16) ; il y a peut-être là une légère bande (5-16) qu'il est difficile d'attribuer au muscle d'une façon précise : le sang montre des traces d'une disposition analogue, et il y a là une bande connue de l'hémocyanine. Par

contre la région antérieure de la bande II présente une disparition rapide de trois raies, 7-8,5 et surtout 11,5. Les premières (7-8,5) limitent une très légère bande guère visible dans les petites épaisseurs, et qui n'a pour les grandes épaisseurs qu'un équivalent faible dans les spectrogrammes du sang. Cette bande est peut-être musculaire, mais il est difficile de le certifier; la dernière raie existe au contraire dans tous les spectrogrammes du sang sans guère de modifications, et paraît donc dépendre du muscle lui-même.

3° *Bande III.* — L'arc montre une bande légère dans la région violette de 20,5 à 21,5, bande qui persiste sans modification dans les divers spectres du sang. Dans les spectres musculaires, elle s'étend dès les plus faibles épaisseurs vers le rouge (18,5-21,5) et finit même dans les préparations épaisses par englober la raie 18,5. Cette extension 18,5-20,5 est sûrement le fait d'une bande musculaire.

4° *Bandes IV et V.* — Dans le spectre de l'arc existe une bande large très faible de 23,5 à 34 avec l'interruption vers 27,5 par une raie assez intense. Cette bande se retrouve sans autres modifications que le renforcement, dans les spectres musculaires. Elle coïncide aussi avec une bande 27-35 environ du sang; en toute rigueur elle doit donc être éliminée. La raie 24,9 subit un affaiblissement qui paraît corrélatif de celui des spectres du sang, et doit probablement être attribué aussi à celui-ci. Enfin, la disparition de 27,5 qui n'est absorbée que dans les grandes épaisseurs, est pour les mêmes raisons imputable au sang.

5° *Région VI-VIII.* — Depuis 39 environ jusqu'à l'extrémité des spectrogrammes, le spectre de l'arc offre un assez grand nombre de discontinuités, séparant des groupes de raies brillantes qui sont d'ailleurs assez mal au point dans mes spectrogrammes généraux pour des raisons exprimées précédemment. Le muscle absorbe systématiquement toutes ces raies, dont on ne retrouve de traces que dans les faibles épaisseurs. Le sang au contraire les absorbe beaucoup moins, et on en retrouve des indications sur des négatifs correspondants à des épaisseurs de 2,5 mm. environ. D'après l'absorption des groupes de raies suivant l'épaisseur, on peut indiquer que le muscle possède dans cette région au moins quatre bandes :

L'une, dont la base est la raie 46,5, s'étend vers 40 à mesure que l'épaisseur croît. Les limites de cette bande sont d'ailleurs visibles sur les spectrogrammes : elle correspond à une région où le spectre de l'arc n'est pas complètement éteint.

Une autre, traversée dans les faibles épaisseurs par plusieurs raies encore visibles, continue celle-ci de 47 jusque vers 55. La base de cette bande paraît être la raie 56,5 absorbée sur toutes les épaisseurs.

Une autre, moins bien définie par le fait que des raies extrêmes permettent seules de la tracer, a pour bases les raies 61 et 67.

Enfin, une bande nette, correspondant à un groupe de raies de l'arc, va de 70 environ jusqu'au bout du spectre.

Ces quatre bandes se fusionnent d'ailleurs assez vite ensemble à mesure que l'épaisseur croît.

Entre 77 (**320** $\mu\mu$ environ) et **300**, point où commencent les bandes générales des albuminoïdes, nous n'avons pour le moment aucune donnée sur le muscle intact.

Elimination.

L'élimination effectuée avec toutes les précautions précédentes, nous conduit pour les préparations en biseau des muscles de l'Ecrevisse, aux spectres purs suivants :

(Les réductions en longueurs d'onde ont été effectuées).

1° *Bande extraite de I.* — Cette bande jaune-verte (**1,4-1,9** ou **576-572**), nettement musculaire, existe dès les plus faibles épaisseurs ; elle s'étend de : **1,4?** (**576?**) à **4** (**533**) pour une épaisseur de 4 mm. La raie **1,9** (**572**) est absorbée partiellement ou totalement suivant l'épaisseur.

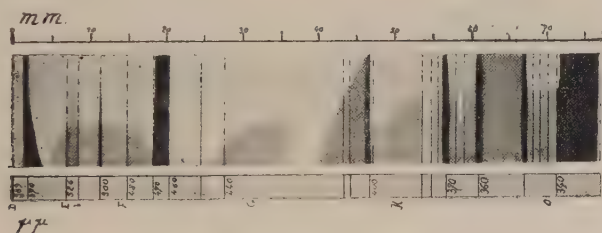


Fig. 7. — Schéma du spectre d'absorption des muscles d'Ecrevisse entre 0 et 4 mm. d'épaisseur. Plaques Chromo-Isolar. Les bandes du sang ne sont pas encore éliminées.

——, raies absorbées totalement. - - -, raies non absorbées.

2° *Bandes extraites de II.* — (Avec réserves d'après les indications précédentes). Très légère bande vert-bleu **7-8,5** (**526-517**). La raie bleue **11,5** (**500**) est aussi absorbée ; l'une et l'autre bande n'existe point dans les petites épaisseurs.

3° *Bandes extraites de III.* — La bande violette **18,5-20,5** (**467-460**) paraît extrêmement caractéristique.

4° *Bandes extraites de VI-VIII.* — Les quatre bandes violettes et ultra-violettes, de maxima approximatifs **46,5-56,5** (**400-578**), **61-67** (**370-360**), **70-77** (**350-335?**) se fusionnent très vite en une seule bande qui atteint **39-77** (**410-335?**) pour les grandes épaisseurs (4 mm.). Vlès

Spectre pur des muscles d'Ecrevisse (*préparations en biseau*), avec les réductions en longueur d'onde. Raies absorbées : []

Régions :			VI-VIII	
	I	II	III	
Muscle de 0,1 à 1 mm. d'épaisseur	Bandes et raies { Bande 1,4-1,9 mm. = 576-577 $\mu\mu$.		Bande 18,5-20,5 mm. = 467-460 $\mu\mu$.	Bandes à maximum sur 46,5 mm. (400 $\mu\mu$). Sur 56,5 (378 $\mu\mu$). Bandes 61-67 mm. (370-360 $\mu\mu$). 71-77 m m. 350-335 $\mu\mu$?
Muscle de 1,3 à 2,5 mm. d'épaisseur	Bandes et raies { Bande 1,4-2,5 mm. = 576-566 $\mu\mu$.	Bande ? 7-8,5 mm. [11,5 mm.] = 526-517 $\mu\mu$. [500 $\mu\mu$].	Bande 18,5-20,5 mm. = 467-460 mm.	Grande bande de ? 53,5 mm. à l'extrémité (= 384-335 $\mu\mu$?) Raies absorbées : [53,5-55,5-56,5-58-59-61 mm. = 384-380-378, 374-72-68 $\mu\mu$] [67-68-69-77 mm. = 360-335 $\mu\mu$?]
Muscle de 3 à 4 mm. d'épaisseur	Bandes et raies { Bande 1,1 ? 4 mm. [1,9 mm.] = 576 ? 555 $\mu\mu$. [572 $\mu\mu$].	Bande 7-8,5 mm. [11,5 mm.] [15 mm. ?] = 528-517 $\mu\mu$ [500 $\mu\mu$] [480 $\mu\mu$?]	Bande 18-20,5 mm. = 468-460.	Grande bande de 39 mm. (= 410 $\mu\mu$) à l'extrémité 335 $\mu\mu$?. Raies absorbées : [44 = 401 53,5 381 58 374 68 357 45 402 54 385 59 372 69 356 46,5 400 55,5 380 61 368 47 398 56,5 378 67 358 77 335 ?]
Eléments douteux absorbés par les pigments sanguins et appartenant peut-être au sang interstitiel.		Bande légère 5-16 mm. = 545-470 $\mu\mu$.		Bande légère 23-35 mm. (= 440-420 $\mu\mu$). 24,9 mm. ? 44-45 ? ? (446 $\mu\mu$?) 404-402 $\mu\mu$? ?.

Muscles d'Ecrevisse : préparations planes.

Nous indiquerons ici les résultats de deux séries de préparations de 0,5 mm. et 1,5 mm. d'épaisseur environ, comme justification des éliminations énoncées plus haut au moyen des préparations en biseau. Ces séries ont été faites pour plus de sûreté au moyen d'autres sortes de plaques (ortho A de Lumière). Pour simplifier, nous n'avons comparé que les spectrogrammes du muscle et du sang, les caractéristiques de la source étant évidemment représentés dans ceux-ci. Ces résultats ont été vérifiés avec deux séries d'épaisseur de sang, de 1 et 2 mm. Il est intéressant de remarquer que nous avons ici au contraire de l'expérience précédente, des épaisseurs de sang plus grandes que les épaisseurs de muscles qui leur sont comparées. Il est également à noter que les clichés obtenus avec les ortho A sont beaucoup plus faibles que ceux faits au moyen des chromo-isolar ; quelques bandes en seront par conséquent élargies (Tableau à la page suivante).

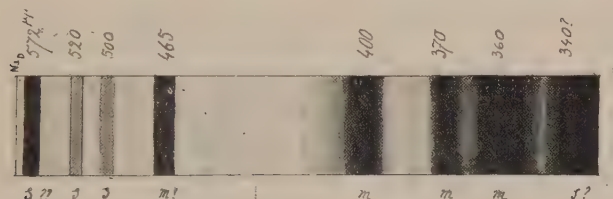


Fig. 8. — Schéma du spectre des muscles d'Ecrevisse.
m, bandes musculaires ; s, bandes sanguines.

On trouvera ci-joint (fig. 8) un schéma de l'absorption du muscle d'écrevisse synthétisant les résultats précédents. Ce schéma servira également pour la discussion qui doit suivre et la comparaison avec les spectres de Mac Munn.

Muscles d'Ecrevisse. préparations planes. Plaques Ortho A Lumière. Poses indiquées dans la colonne I. Obj. 3 Nachet.

I	II	III	VI-VIII
Raies absorbées []			
Spectre pur du muscle sous 0,5 mm. d'épaisseur. Pose 3 minutes. Comparaison faite avec le sang sous 4 mm. d'épaisseur.	Bande 1 2-2 mm. (580 ?-570 $\mu\mu$). 1,9 mm. = 526-572 $\mu\mu$ passe. [2,9 = 562] (passe dans les plaques Isolar).	Bande faible mais nette 7-8,5 mm. = 526-517 $\mu\mu$ [7 mm. = 526] [8,5 = 517] 11,5 (500) et 12,5 (494) affaiblies.	Raies : 46,5 = 400 $\mu\mu$ très peu affaiblie. Raies absorbées : $\mu\mu$. [55,5 380 56,5 378 59 372 ? 61 368 ? 67 358 ? 70-77 355-335 ?]
Spectre pur du muscle sous 1,5 mm. d'épaisseur. l'ose 5 minutes. Comparé avec du sang de 2 mm.	Bande 0 2-2,9 (589 ?-560) 1,9 mm. = 572 passe. Raies absorbées : [14,5 mm.] = 500 [12,5] = 494	Bande assez faible mais nette 18,5-20,5 mm. = 467-460.	Raies absorbées : tout le spectre depuis 46,5 = 400 $\mu\mu$ inclusive-ment. Principales raies absorbées : $\mu\mu$. [55,5 380 56,5 378 59 372 ? 61 368 ? 67 358 ? 70-77 355-335 ?]

Les bandes de la myohématine dans le spectre de l'Ecrevisse

Il est curieux de comparer les spectres que nous venons d'obtenir avec ceux de Mac Munn (voir spectre n° 3 de la figure 2 où sont représentés les principaux résultats de Mac Munn). On sait que celui-ci a déclaré n'avoir pas trouvé la myohématine dans les muscles de l'Ecrevisse autres que les muscles cardiaques. Or, nous trouvons dans nos spectres un certain nombre de bandes qui coïncident exactement avec plusieurs des bandes de Mac Munn :

1^o Bande **1.4-2 (576-570)** coïncidant avec la bande n° 2 du spectre du cœur de l'écrevisse ;

2^o Bande **E-h (526-517)** coïncidant avec la bande n° 4 du même spectre ;

3^o Bande **11,5-12,5 (500-496)** correspondant peut-être à une partie de la bande n° 5 ;

4^o Bande **18,5-20,5 (467-460)** correspondant sans aucun doute au début de la bande bleu-indigo de Mac Munn.

Nous trouvons-nous nous donc en présence de myohématine, contrairement à l'opinion de Mac Munn ? L'absence de différenciation de la bande n° 3 du spectre de Mac Munn est peut-être une question d'épaisseur de préparation ; nous voyons dans nos préparations épaisses notre bande **576-570** s'élargir vers **555**, ce qui empiéterait déjà sur la bande n° 3 de Mac Munn. Nous ignorons d'ailleurs les dimensions des préparations de cet auteur.

Par contre, il faut bien noter que ce sont les bandes les moins constantes du spectre de la myohématine que nous trouvons ici, à l'exception de la seule bande **576-570** qui est absolument générale.

Il est difficile de tirer de là une conclusion pour ou contre la myohématine, et il faut peut-être se borner pour le moment à enregistrer ces coïncidences. Toutefois, si l'on admet que les diverses bandes d'absorption du spectre d'une substance sont caractéristiques de radicaux ou de groupements prosthétiques déterminés, on peut en déduire logiquement sans trop d'imprudence que les corps produisant l'absorption dans le muscle abdominal de l'Ecrevisse, sont d'une constitution assez voisine de celle des corps produisant l'absorption dans le muscle cardiaque de cet animal, et définis sous le nom d'ensemble de myohématine.

Des rapports du spectre musculaire avec le spectre sanguin chez l'Ecrevisse.

Nous avons indiqué précédemment, à propos des premières éliminations, quelles bandes du spectre brut des muscles d'Ecrevisse coïncidaient exactement avec des bandes du sang, et nous avons exprimé également l'incertitude où nous devons rester dans l'attribution de ces bandes, par suite des doutes sur le rôle du sang interstitiel dans leur production ; ces bandes, comme nous l'avons dit, sont comparables comme extension et comme allure d'intensité, avec celles que l'on serait en droit d'attendre de ce sang interstitiel dans les limites assez larges d'épaisseur que nous lui supposons. Nous résumons ces bandes sanguines douteuses du spectre d'Ecrevisse :

- a) Bande très légère 5-16 environ (545-470) ;
- b) Raie 24,9 (446) ;
- c) Bande légère 25-35 environ (440-420) ;
- d) Raies 44 et 45 environ (404-402) ;

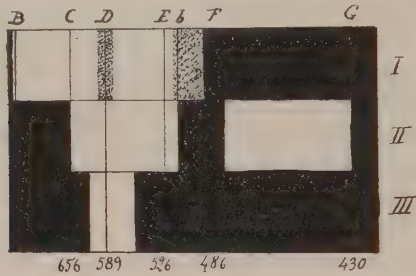


Fig. 9. — Schéma de l'absorption de l'oxyhémoganine et de la tétronérythrine.

- I. Oxyhémocyanine, interprété d'après le schéma donné par Krukenberg et reproduit par Halliburton (1885) ; ramené à la même figuration et à la même échelle que nos autres spectres.
- II et III. Tétroérythrine, à deux concentrations différentes, schématisé d'après Halliburton (1885).

On sait que le sang de l'écrevisse est assez complexe au point de vue pigmentaire. Outre de l'hémocyanine oxydée ou réduite, il contient un pigment rouge (*tétroérythrine*) qui lui donne une teinte rose tout à fait caractéristique et dont le rôle respiratoire est assez mal élucidé (Halliburton, Cuénot, Gautrelet). On trouvera ci-joint des schéma des spectres de ces pigments (fig. 9).

Il est intéressant de comparer les bandes douteuses dont nous venons de parler à la courbe d'absorption du sang, qui se dessine assez nettement sur le spectrogramme de la figure 10.

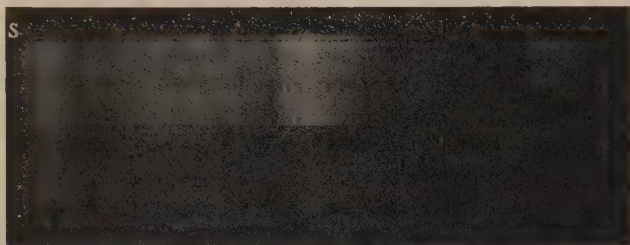


Fig. 10. — Sang d'Ecrevisse, en biseau de 0 à 4,3 mm.

S = source seule (arc au charbon), ortho A. La raie NaD se trouve immédiatement à droite de la lettre S.

On y voit quatre bandes :

1° **D-2 (589-575)** environ, presque nulle dans les petites épaisseurs, elle correspond à une bande de l'oxyhémocyanine d'après Krukenberg ;

2° **5-12 (545-496)** qui tend vers **4-15 (550-480)** à mesure que l'épaisseur augmente, et qui correspond sensiblement à une bande de la tétronérythrine d'après Halliburton ;

3° Une bande faible **30-35 (430 420)** qui tend vers **27-35 (440-420)** avec l'épaisseur, elle correspond à deux bandes à peu près superposées de l'oxyhémocyanine (Halliburton) et de la Tétonérythrine (Halliburton) ;

4° Une bande débutant vers **40 ou 45 (410-400)** environ, et se prolongeant dans l'ultra-violet jusqu'aux limites de la plaque (**330**) environ (1).

Les autres bandes du spectre musculaire, celles que nous avons gardées après les éliminations, ont-elles un rapport avec les pigments sanguins ? Pour la bande **18,5-20,5 (470-460)** les faits sont nettement négatifs : cette bande n'a rien comme correspondant, même d'une valeur différente, dans les spectres sanguins, et l'on peut affirmer

1. Le spectrogramme fig. 10 sur Ortho A. Lumière montre des bandes beaucoup plus fortes que les autres spectrogrammes du sang sur Chromo-isolar employées dans la comparaison directe avec le muscle. Cela tient à la sensibilité moindre de cette série de plaques.

qu'elle n'est pas produite par les pigments sanguins dans l'état où ils se trouvent dans le sang frais.

Par contre, pour les bandes **526-517** et **500**, où il y a coïncidence avec une bande sanguine mais avec différence de valeur, il est possible d'admettre sans guère d'imprudence un rapport avec un pigment sanguin, en notant toutefois la nécessité d'une concentration du groupement moléculaire absorbant plus grande que dans le sang.

Pour la première bande d'autre part (celle qui a son maximum sur **572**), la chose doit être attentivement discutée : cette bande est en effet adjacente (et non en coïncidence, à une bande sanguine (**D-75**). Est-il possible de la considérer comme une extension de celle-ci ? Sans rentrer dans le détail de son interprétation théorique, je ferai observer qu'une telle assimilation supposerait l'extension asymétrique de la bande sanguine, dont le maximum (Krukenberg) est approximativement sur **D**, alors que notre bande musculaire paraît avoir son maximum vers **570** : la raie **1,9 572**) qui n'est pas touchée sur les spectrogrammes du sang, est englobée par la bande musculaire. Jusqu'à quel point une telle extension, un déplacement de **20 $\mu\mu$** environ du centre de gravité d'une bande, est-elle conciliable avec la conservation de l'intégrité d'un groupement moléculaire ? Je n'en sais rien, peut-être faut-il faire appel simplement à une augmentation de la concentration de ce groupement. Toujours est-il qu'on peut admettre mais à titre de pure hypothèse, qu'il y ait dérivation au dépend d'un groupement moléculaire appartenant aux pigments sanguins.

Dans l'ultra-violet, les choses sont beaucoup plus délicates, le sang et le muscle finissent très vite l'un et l'autre dans notre dispositif par absorber la plus grande part de cette région sous de très faibles épaisseurs. Il semble cependant bien que dans les petites épaisseurs, les bandes de l'un et de l'autre (en tout cas de valeurs très différentes, ce qui supposerait déjà d'assez grosses variations de concentration moléculaire), n'ont pas leur maxima en coïncidence, sauf peut-être la dernière bande musculaire qui coïncide assez bien avec le maximum d'une bande de l'oxyhémocyanine (**340** environ), décrite il est vrai chez des Mollusques (Dhéré) et non des Crustacés. Sauf ce point d'ailleurs douteux, une dérivation de ces bandes musculaires aux dépens des bandes sanguines devrait donc, comme dans le cas précédent, exiger des étallements asymétriques avec toutes leurs conséquences.

Tout ce que l'on peut donc dire à l'heure actuelle, c'est qu'il y a dans les spectres musculaires de l'Ecrevisse un petit nombre de bandes qui paraissent ne pas correspondre à des bandes de pigments tels que ceux qui sont représentés dans le sang frais, la possibilité d'une dérivation

par modifications de certains groupements moléculaires de ces pigments restant à envisager sous réserve de démonstration ultérieure pour quelques-unes de ces bandes.

Tentatives de localisation des bandes dans les divers disques de la fibre musculaire de l'Ecrevisse.

Nous avons indiqué plus haut le principe de la technique que nous employons pour cette opération. Nous allons sans plus y revenir donner le protocole de quelques expériences qui en font l'application immédiate.

Série E. — Muscles abdominaux de l'Ecrevisse. Dissociation serrée de fibres, ne laissant en épaisseur qu'un très petit nombre de celles-ci. La teinte en lumière polarisée est le blanc de premier ordre, ce qui suppose une épaisseur maxima de 0,1 mm. environ. Objectif 5 de Nachet. Plaques Chromo-isolar. Temps de pose 1,5 minute. Arc au charbon avec parcelles de Cd pour le repérage.

Ea) Spectrogramme de la dissociation en lumière polarisée, nicols croisés, l'axe des fibres à 45 degrés des nicols.

Eb) Spectrogramme de la dissociation en lumière polarisée, avec mica quart d'onde parallèle aux fibres. Fente du collimateur très légèrement réduite.

Ec) Spectrogramme de la dissociation en lumière naturelle. Fente un peu plus réduite qu'en *Eb*.

Ed) Spectrogramme des nicols croisés avec le mica quart d'onde à 45 degrés. Même fente que *Ec*.

La comparaison de ces quatre spectrogrammes montre les faits suivants :

1° La raie **572**, absente dans *Ea* (lumière polarisée) est évidemment nette dans *Ec* (lumière naturelle). Cette raie n'est pas éliminée par les nicols, car elle existe dans *Eb*, très faible il est vrai, mais nette sur les négatifs; on la retrouve en outre intacte, ainsi que **D**, dans le spectre des nicols parallèles.

2° La raie **D (589)** est très affaiblie, presque invisible, dans *Ea*, alors qu'elle est intense, à des degrés divers mais nettement dans les autres spectrogrammes.

3° Il existe en lumière naturelle (*Ec*) une bande brillante 2-4 (**570-555**) environ, que nous avons vue dans les spectres précédents de l'Ecrevisse. Cette bande se retrouve dans tous les spectrogrammes sauf

Ea, alors que le groupe de raies brillantes 35-40 (**420-410**), d'intensité comparable dans les autres spectrogrammes, est encore présent.

4° Aucun renseignement, dans ces spectrogrammes de la série *E* qui sont extrêmement faibles, sur la bande 18,5-20,5 (**467-460**).

5° La raie 27,5 (**438**) présente dans *Ec* et dans *Eb*, est absente dans *Ea*, mais elle manque aussi dans *Ed*.

Série E3. — Muscles de la pince de l'Ecrevisse. Dissociation donnant une teinte gris-blanc de premier ordre, ce qui équivaut à une épaisseur légèrement inférieure à 0,1 mm. Objectif 5 Nachet. Plaques Chromo-isolar. Temps de pose 2 minutes.

E3a) Lumière polarisée, nicols croisés, les fibres à 45 degrés des nicols, la fente du collimateur parallèle aux fibres. Lumière parallèle.

E3b) Même dispositif, avec addition du mica quart d'onde parallèle aux fibres. Fente légèrement réduite.

E3c) Lumière naturelle, fente légèrement réduite.

Résultats : 1° Disparition de la raie **572** dans E3a, extrêmement faible mais visible sur E3b, très nette et forte sur E3c.

2° Affaiblissement (mais non disparition) de la bande brillante **570-555** dans E3a, alors que les raies **420-410** y sont aussi intenses qu'en lumière naturelle (E3c).

3° Une bande **467-458** très faible est aussi intense dans les trois clichés.

4° Des traces extrêmement faibles de la raie 47 (**398**) paraissent se retrouver dans E3a et et E3c.

Série E4 (Pl. I). — Muscles de la pince de l'Ecrevisse. Dissociation effectuée et photographiée dans les mêmes conditions que E3, sauf le temps de pose : 2 minutes 1/2.

E4a) Lumière polarisée, nicols croisés, fibres à 45 degrés des nicols.

E4b) Même dispositif avec mica quart d'onde. Fente réduite.

E4c) Lumière naturelle, fente réduite.

E4d) Nicols croisés et mica quart d'onde à 45 degrés.

Résultats : 1° Disparition de 1,9 (**572**) dans E4a, ainsi que dans E4b. Nette par contre dans E4d, très nette dans E4c. Il est à remarquer qu'une raie 3 (**562**) beaucoup plus faible que 1,9 est présente dans E4c et se retrouve dans E4a où 1,9 a disparu.

2° Affaiblissement de la bande brillante 2-4 (**570-555**) dans E4a et E4b ; renforcement dans E4c et E4d.

3° La bande 18,5-20,5 (**467-460**), est également nette dans les trois premiers spectrogrammes.

Il y a dans E4b des traces très faibles des raies ultra-violettes 56,5 (**378**) et 61 (**368 ?**), que l'on retrouve plus accentuées dans E4c, et

qui manquent dans E4a. Je n'ose pas affirmer que l'intensité du cliché n'y est pas pour quelque chose, mais il faut bien remarquer cependant que ces rayons avaient près de deux millimètres de supplément de verre (les lames de garde du mica quart d'onde), à traverser dans E4b, chose assez considérable pour des rayons de cette région de l'ultra-violet, et qui aurait plus que compensé très certainement la faiblesse du cliché E4a. Par contre, 47,5, qui existe dans E4c, est rigoureusement absente dans E4a et E4b.

Série E5. — Muscles de la pince de l'Ecrevisse. Dissociation effectuée dans les mêmes conditions que E3, sauf de temps de pose : 3 minutes 1/2.

E5a) Dissociation en lumière polarisée, nicols croisés, avec un mica quart d'onde parallèle au plan principal d'un nicol, par conséquent éteint. Fente parallèle aux fibres comme toujours.

E5b) Même dispositif, le mica quart d'onde ayant subi une rotation de 45 degrés.

Résultats : la raie **572** nette dans E5b, est presque nulle dans E5a. **D 589** y est également affaiblie, quoique une raie 35 (**420**) soit à peu près équivalente dans les deux spectrogrammes.

2° La bande brillante 2-4 (**570-555**) est un peu plus faible dans E5a.

Interprétation des résultats précédents.

1° Nous remarquons que la raie **572** disparaît, ou en tout cas subit un très fort affaiblissement, toutes les fois que les rayons issus des parties biréfringentes du muscle arrivent seuls (avec les restrictions que nous avons faites plus haut), au collimateur. Dans le même cas, la bande brillante **570-555** subit également un affaiblissement, pouvant aller jusqu'à disparition totale. Enfin, la raie **D** peut être atteinte aussi.

Il semble donc logique d'attribuer ces effets à l'existence d'une bande légère **589-555**, à maximum sur **572** (jaune-vert) appartenant exclusivement aux disques biréfringents (disques Q). Il n'est rien d'étonnant à ce que cette bande se trouve réduite dans les deux sens sur les spectrogrammes en lumière ordinaire, ou il y a mélange des rayons issus des diverses parties de la fibre, et où la bande d'absorption de Q peut-être compensée ou noyée par les rayons issus de I par exemple. Il est à remarquer que dans le cas où la préparation est en lumière polarisée avec mica quart d'onde, cette compensation ne doit pouvoir s'effectuer qu'imparfaitement, l'intensité de la lumière issue

de Q étant, du fait de la superposition du mica, bien supérieure à celle issue de I, ce qui influence évidemment l'intensité totale du spectrogramme en faveur de Q. Et l'on remarque en effet que les spectrogrammes de cette sorte sont au point de vue de la raie **572** toujours très inférieurs comme intensité aux spectrogrammes obtenus en lumière naturelle, ce qui confirme encore notre interprétation.

2° Inversement toutes les fois que la bande bleu-indigo **467-460** est visible dans une série, elle n'a guère de modifications suivant qu'on élimine ou non les rayons issus de portions isotropes de la préparation. Il s'agit donc là d'une bande appartenant à la totalité de la fibre, sans localisation spéciale.

3° Les choses deviennent plus délicates dans l'ultra-violet, cependant, il semble, en appliquant le même raisonnement, mais sous toutes réserves à cause de l'extrême faiblesse des raies dans les seules expériences positives à chaque point de vue E et E4, que les raies **438**, **378 ?** et **368 ?** soient absorbées par les disques Q. Pour **398** il est impossible de rien affirmer avec certitude.

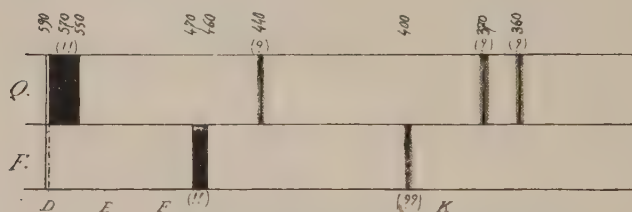


Fig. 11. — Essais de localisation de l'absorption dans les divers éléments de la fibre striée d'*Astacus leptodactylus*. Epaisseur 0,4 mm. environ.

Q = spectre d'absorption des disques Q, bandes spéciales aux disques Q.

F = spectre général, bandes non localisées dans la fibre; les ! ? indiquent, d'une manière facile à comprendre, la valeur de chaque bande au point de vue de la certitude des résultats.

En résumant ces interprétations, nous trouvons (fig. 10) :

Bandes d'absorption des disques Q :

589-555, avec maximum sur **572**.

438 ?

378 ?

368 ?

Bandes d'absorption générales non localisées au disque Q :

467-460

(**398 ??**)

Conséquences : 1° D'après ce que nous avons dit plus haut, ces bandes **589-555** et **467-460** correspondent à trois bandes des spectres de la myohématine de Mac Munn. Peut-être faut-il voir dans la dissociation de ce spectre de la myohématine par les différences de localisation de ses bandes un dernier argument contraire à l'unité chimique de cette myohématine, sous réserve bien entendu qu'on admette la présence de cette substance dans les muscles de l'abdomen et des pinces de l'Ecrevisse.

2° Il est particulièrement intéressant de noter que nous ne trouvons aucune bande localisée aux disques I, c'est-à-dire existant dans les spectrogrammes en lumière naturelle et disparaissant dans ceux en lumière polarisée. La substance qui absorbe la lumière au niveau de I se trouve donc également au niveau Q, et se comporte comme un substratum général de la fibre sur lequel de place en place, se sont construites les molécules spéciales dont l'absorption est localisée à Q. Il est à remarquer que cette bande de la substance du substratum (**467-460**) et celle qui n'a aucune analogie, même lointaine, avec des bandes des pigments sanguins, comme nous l'avons indiqué précédemment, ce qui s'accorde encore avec l'hypothèse d'une substance fondamentale de la fibre. Si l'on admettait, la dérivation de quelques-unes des autres bandes au dépend des pigments sanguins, ceux-ci seraient donc localisés dans la fibre striée. Ces indications sommaires ne sont pas sans importance au point de vue de la théorie de la fibre musculaire.

II. — *Muscles de Grenouille.*

Le lecteur ayant pu se rendre compte par le chapitre précédent sur les spectres de l'Ecrevisse, des détails dans la marche suivie dans les diverses éliminations, nous nous contenterons de donner directement sous une forme plus simple les résultats élaborés au moyen de quelques séries de spectrogrammes. Nous avons simplement noté pour mémoire, lorsque cela nous a paru utile, à côté de la description d'une région donnée du spectre de muscles, les particularités importantes de la région correspondante du spectrogramme de la source seule. En outre, pour des raisons énoncées plus haut relativement à l'importance différente des liquides interstitiels, nous avons réservé pour la fin la comparaison avec les spectres du sang.

I. — *Préparations planes sous diverses épaisseurs.*

Série Z (Pl. I). — Gastrocnémien de grenouille. Source : arc au charbon avec alliage de Wood et Fer. Plaques panchromatiques Lumière. Pose : 2 minutes.

(Z6) Muscle entre 0,1 et 0,2 mm. (1).

Bandes du muscle	Grande bande forte de — 4 (640) à + 10 (508) laissant passer des traces de — 4 (640) 0 (589) 2,5 (558) 3,5 (556). Peut se subdiviser en deux — 4 (640) à 0 (589), 3,5 (556) à 10 (508), 10 (508) 10,5 (506) 11,5 (500) affaibli.	Bande forte de 11,5 (500) à 15 (479). Cd5 Fe 473 ? Cd6 .	Bande faible de 18,5 (467) à 22,5 (454), 22,5 (454).
Région correspondante du spectre de l'arc.	Nombreuses raies dont plusieurs assez intenses, de — 4 (640) à + 10 (508). 4 raies entre — 4 (640) et 0 (589). 10 raies entre + 3,5 (556) et + 10 (508).	Nombreuses raies. 6 raies de 11,5 (500) à Cd5 (467).	
Bandes du muscle	Bande très faible générale de 22,5 (454) à 40 (410) laissant passer quelques raies assez faibles. Deux sous-bandes plus importantes vers 32,5 (426) à 34 (423) et 38 (414) à 40 (410). Raies importantes passant : 32 (428) 33 ? (425) 34,5 (422) 36 (419) 37,5 (415). Raies absorbées : 29,5 (430) et 30,5 (431) très affaiblies [32,5 (426) 33,3 (424) 38 (411) 39 (412) 40 (410)].	Bande forte 41,5 (408) à 44,5 (403) 40-41 (410-408) 44,5-46,5 (403-399).	Grande et forte bande de 46,5 (399) au bout 77 (335 ?). Traces de 48 (398) à 49 (394).

(Fin du tableau à la page suivante).

(1) Les chiffres en italique représentent les notations en mm. de spectrogramme, les valeurs négatives (précédées du signe —) indiquant les détails antérieurs, du côté du rouge, à la raie Nap prise comme zéro ; les chiffres en caractères gras, les longueurs d'onde ($\mu\mu$) correspondantes.

Région corres- pondante de l'arc.	Nombreuses raies très brillantes et très ser- rées de Cd7 à 40 (410). Raies impor- tantes 29,5 (436) 30,5 (431) 32 (428) 32,5 (426) 33 (425) 33,3 (424) 34,5 (422) 36 (419) 37 (416) 38 (414) 39,2 (412) 39,5 (411).	Bande faible 41,5-43,5 environ.	Nombreuses raies mal au point de 46,5 (399) au bout 77 (335 ?) surtout 54 (383) 56 (378) et 59 (372) 61 (368).
---	---	------------------------------------	---

(Z3) *Muscle de 1 mm. d'épaisseur; comparer aux régions de l'arc du tableau Z6*
Notations en mm. et $\mu\mu$ comme précédemment.

Grande bande de — 4 (640) à Cd5 (479). Traces de + 10 (508) [+ 11,5] (500) absor- bée.	Forte bande 18,5 (467) à 22,5 (454). Raies visi- bles Cd5 (479) Fe 473 Cd6 (467) 22,5 (454)	Forte bande de 22,5 (454) à 40 (410). Tra- ces très faibles de 27,5 (439) à 31 (430)
---	---	---

(Suite).

Bande forte de 41 (409) à 44,5 (403). Raies 40 (410) à 41 (409) affaiblies.	Bande très forte de 46,5 (399) à 77 (335). Raies 44,5 (403) 46,5 (399) affaiblies.
--	---

(Z4) *Muscle sous 2 mm. d'épaisseur; mêmes indications.*

Grande bande de — 4 (640) à Cd5 (479). Raies absorbées [10] (508) [11,5] (500).	Bande 18,5 (467) à 22,5 (454). Raies visibles Cd5 (479) Fe 473 Cd6 (467); 22,5 (454) affaiblie.	Très forte bande 22,5 (454) à 44,5 (403). Raies absorbées [27,5] (439) [31] (430) [40] (410) à [41] (409).
---	--	--

(Suite).

Bande de 46,5 (399) à 77 (335). Raies 44,5 (403) à 46,5 (399) af- faiblies.
--

Les chiffres en italique représentent les notations en mm. de spectrogramme ;
les chiffres en caractères gras, les longueurs d'onde ($\mu\mu$) correspondantes.

(Série I (1. 2) Gastrocnémien de Grenouille. Préparation de 0,1 à 0,2 mm. d'épaisseur.

Bandes du muscle	Bande forte de O (589) à 2,3 (569).	Bande forte de 4 (553) à 9,7 (509). Des traces de quelques raies, très faibles.	Bande forte 11,2 (501) — Cd5. Traces extrêmement faibles de quelques raies. 11,2 (501)
Région correspondante de l'arc.	Bande de O (589) à 1,3 (578).	Une dizaine de raies nettes de 4 (553) à 9,7 (509).	Nombreuses raies de 11,2 (501) à Cd5.
Bandes du muscle (suite)	Bande faible 18,2 (467) à 22,7 (453). Raies visibles Cd5 Fe 473 ? Cd6 22,7 (453).	Bande faible 23 (451) à 40 (410). Des raies affaiblies, dont les principales se retrouvent dans l'arc. Raies visibles 29,5 (436) 30,5 (431) 32 (428) 33 (425) 34,3 (422) 37,5 (415). Raies absorbées [32,5] (426). [35,7] (416), [39] (412).	Bande forte 41-45 (409-402).
Spectre de l'arc (suite).		Nombreuses raies séparant des bandes très faibles. Raies n'existant pas dans le spectre du muscle 32,5 (426) 35,7 (416) 39 (412).	Bande faible
Muscle (suite)	Bande forte 47 (398) à 77 (335).	Traces très faibles de 48-49, 54-55. Raies absorbées [53] (385). [55] (380) [62] (366), et la fin.	
Arc (suite).	Diverses raies bien indiquées mais floues de 47 (398) à 62 (366).	De 62 (366) à 77 (335) bandes faibles.	

Série L2. — Mylohyoidien. Dissociation de 0,1 mm. environ d'épaisseur. Arc au charbon ordinaire. Panchromatiques Lumière. Objectif 3 de Nachet.

L'absorption est très faiblement marquée en raison de la pose relativement longue (4 minutes). Cependant on distingue :

1° Une bande faible commençant vers $-1 = 600$ (précédée d'une bande brillante) laissant **D** intact, et allant jusque vers $+2 = 570$, la raie $1,9 = 572$ étant assez faible elle-même.

2° Une bande ($+4$ à $8 = 553-520$) qui ne semble guère être plus intense qu'une bande d'arc de mêmes coordonnées.

3° La bande déjà connue ($18,5-20,5 = 467-460$) très faible.

4° Peut-être, mais avec beaucoup de réserve, une légère bande (de 30 à $34 = 432-424$).

Dans l'ultra-violet, l'absorption paraît négligeable, les raies 54 , (383), 55 (380), 59 (372), $70-77$ ($350-335$), semblent normalement représentées.

Série K (Pl. II). — Muscles de la cuisse. Arc au charbon ordinaire. Panchromatiques Lumière. Pose : 4 minutes. Cette série peut être mise à la suite de la série L2.

(K) 1° Epaisseur de 0,5 mm.

Grande bande depuis le début de sensibilité de la plaque (environ -4 (640) jusqu'à $+11,5$ (500). D passe quoique faible.	Bande faible $11,5$ (500) à 16 (475).	Bande assez faible $18,5$ (467) à $20,5$ (460).
--	---	---

(Suite).

Bande 23 (452) à 34 (424) à maximum vers 34 (424).	Ultra-violet presque complètement absorbé depuis 45 (402). Traces des raies 54 (383), 59 (372), 69 (352), 77 (335).
--	---

(K) 2° Epaisseur de 1 mm.

Même bande forte de -4 ? (640 , à $12,5$ (494) environ. D beaucoup plus affaibli.	Bande assez faible $11,5$ (500) à 16 (475).	Bande assez faible $18,5$ (467) à $20,5$ (460).
---	---	---

(Suite).

Bande forte 23 (452) à 34 (424) environ.	Ultra-violet complètement absorbé depuis 40 (410) environ à 77 (435).
--	---

II. — Préparation en biseau.

Adducteur de la cuisse, épaisseur variant de 0,5 mm. à 1,5 mm. environ. Arc au charbon ordinaire. Objectif : lentille de Bertrand. Plaques ortho A de Lumière. Pose : 4 minutes.

Préparation en biseaux.

Bande légère entre **D** et **1,9** (**589-572**) finissant par affaiblir (**572**)

Bande **4,5-12** environ (**548-496**) s'étalant vers **4,5-16** ? (**448-475**). La bande de l'arc correspondante est environ **5-12** (**543-496**) et il est possible qu'elle soit seule représentée au début.

Bande **18,5-20,5** (**467-460**) extrêmement faible et mal indiquée.

Bande légère **30-34** environ (**432-424**) s'élargissant vers **28-34** (**438-424**).

Bande ultra-violette commençant au début vers **47** (**398**), à la fin vers **40** (**410**). Les détails de cette bande au delà de (**398**) ne peuvent pas être précisés, le spectre témoin de l'arc étant lui-même privé de cette région.

Les chiffres en italique représentent les notations en *mm.* de spectrogramme ; les chiffres en caractères gras, les longueurs d'onde (μ) correspondantes.

Schéma général.

Les différents spectrogrammes analysés précédemment sont, à valeurs d'intensités différentes, suffisamment concordant pour que nous puissions dès à présent tracer le schéma de l'absorption des muscles de Grenouille (gastrocnémien, muscles de la cuisse, mylohyoïdien) (fig. 41).

a) Une grande bande, depuis le début de sensibilité de la plaque, **610** environ, jusqu'à **Cd5** (**479**). Cette grande bande, aux petites épaisseurs, se subdivise en quatre parties :

1° **640-589**, à sommet adjacent à **D**, qui passe.

2° **589-550**, à sommet près de **D**. Cette bande coïncide avec la première bande de l'oxyhémoglobine.

3° **550-508**, qui cadre approximativement avec la deuxième bande de l'oxyhémoglobine.

4° **508-479**, qui est souvent faible pour des épaisseurs inférieures au millimètre.

Les raies **Cd5**, **Fe473**, **Cd6** sont affaiblies aux grandes épaisseurs, et il est possible que cette bande se raccorde à la suivante.

b) Une bande peu accentuée, mais très nette de contour, de **Cd6 (467)** à **455**, analogue à celle que nous avons déjà vue chez l'Ecrevisse.

c) Une grande bande **455-402**, à maximum vers **430-420** (peut-être **430-410**); en deçà et au-delà de cette région **430-410**, le reste de la bande paraît s'affaiblir pour les épaisseurs inférieures au millimètre; pour l'épaisseur de 1 mm. il est possible que trois sous-bandes latérales soient distinctes, **450-440**, **440-430**, **410-402**.

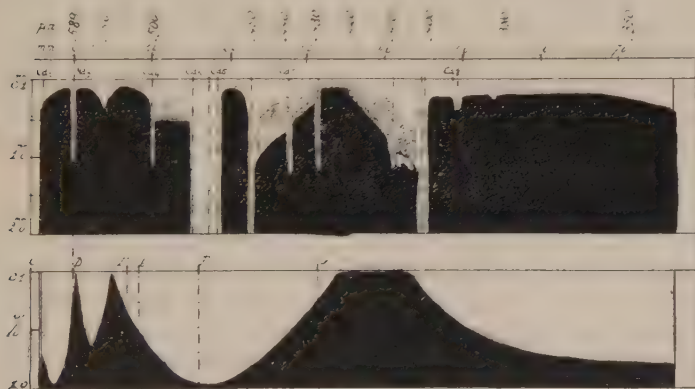


Fig. 11. — En haut : Schéma de l'absorption des muscles de Grenouille. —

En bas : Schéma approximatif de l'absorption de l'oxyhémoglobine, interprété d'après les données de Rollett, Gamgee, Dhéré, etc., ramenées autant que possible à la même échelle. La variation correspond à un pourcentage de 0,1 à 1 0/0 sur 1 cm. d'épaisseur. Il n'existe dans la littérature aucun travail d'ensemble envisageant d'un seul coup les deux extrémités du spectre et permettant de tracer un tel schéma d'une manière rigoureuse.

d) Une grande bande ultra-violette de **400** environ à l'extrémité (**335** environ). Il est probable qu'il y a des maxima sur les raies impor-

tantes, très vite absorbées, **386** et **380**, et que la courbe s'abaisse après **350**, cette région étant quelquefois visible alors que les raies antérieures sont absorbées.

Tout cela est très complexe, comme on le voit, et cette complexité tient en grande partie à ce que l'absorption photographiquement très intense ne permet la séparation des bandes que sous de très faibles épaisseurs. Le spectre que nous venons de décrire correspond au spectre brut du muscle, élimination faite des caractéristiques de la source. Il est intéressant de le comparer maintenant au spectre de l'oxyhémoglobine.

Comparaison avec le spectre de l'oxyhémoglobine.

1^e *Les bandes de l'oxyhémoglobine.* — Il est facile de constater à première vue, et nous l'avons signalé chemin faisant, la coïncidence approchée de deux bandes du muscle (**589-550** et **550-508**) avec les deux bandes jaune-verte α et β bien connues de l'oxyhémoglobine (fig. 11). Ces bandes sont ici très larges, et la photographie enregistre déjà leur jonction pour des épaisseurs de muscles inférieures au demi-millimètre. Sur la bande rouge antérieure à **C** de l'oxyhémoglobine, nous n'avons aucun renseignement, cette région étant au delà de la sensibilité de nos plaques.

Quant à la bande violette de l'oxyhémoglobine (bande de Soret) à laquelle les dernières recherches (Dhéré) attribue une valeur moyenne de **415** (1), il semble bien que nous la retrouvions aussi dans la grande bande musculaire qui va approximativement de **450** à **400**. Cette assimilation se légitime assurément lorsque l'on considère la large bande qui se trouve dans cette région des spectrogrammes musculaires pour des épaisseurs de l'ordre du millimètre; la chose devient plus complexe lorsqu'on s'adresse à des épaisseurs inférieures: le maximum de cette grande bande paraît alors reporté, sur certains spectrogrammes, vers **430-420**, c'est-à-dire en avant vers le rouge du maximum que devrait montrer la bande de l'oxyhémoglobine (voir fig. 11). Si l'on considère la sous-bande légère, mais à peu près constante, qui s'étend entre **420** et **410** comme représentant la bande de Soret, ce déplacement du maximum peut être envisagé, soit comme la superposition à

1. Pour l'oxyhémoglobine du sang de Cheval. Il n'est pas démontré que cette valeur soit absolument constante pour les autres Vertèbres.

la bande de Soret d'une autre bande d'un groupement moléculaire différent (appartenant au sarcoplasme lui-même ou bien à un dérivé quelconque de l'hémoglobine), soit, ce qui est beaucoup plus vraisemblable, comme un cas particulier de la loi bien connue de Kundt, d'après laquelle il y a transport vers le rouge des bandes des corps dissous dans un milieu fortement dispersif. Il faut noter à ce point de vue que Mörner a montré un déplacement analogue des bandes α et β du muscle par rapport au sang, ce qui confirmerait la dernière éventualité.

Quoi qu'il en soit, l'intensité de cette région **430-400** donne lieu à une remarque importante : les principaux auteurs s'étant occupé de la bande de Soret (d'Arsonval, Gamge, Dhéré, etc.) admettent — et nous l'avons vérifié plusieurs fois nous-mêmes photographiquement — que cette bande de Soret est la plus sensible du spectre du sang, subsistant dans les dilutions extrêmes d'oxyhémoglobine après la disparition des bandes jaune-verte. A défaut d'indications spectrophotométriques précises, il peut paraître étrange que cette bande soit dans quelques spectrogrammes en un tel état de faiblesse qu'on puisse hésiter sur ses limites et même sa présence, pour des épaisseurs de muscles auxquelles les bandes vertes très intenses paraissent déjà presque fusionnées (1).

Il y a là un déséquilibre dont la cause serait intéressante à chercher.

Ce déséquilibre peut se retrouver d'une autre manière en essayant d'évaluer quelle pourrait être la proportion d'oxyhémoglobine qui serait contenue dans le muscle, si *ses propriétés étaient du même ordre que celles du sang*.

On sait que pour des solutions pures d'oxyhémoglobine, d'après les traités classiques (Rollett) la jonction des bandes jaune-verte se fait approximativement pour 0,6 à 0,8 0/0 d'oxyhémoglobine, la solution étant observée sous 1 centimètre d'épaisseur. En appliquant cette caractéristique aux muscles, par une proportion facile à établir, on obtient que pour les épaisseurs de muscle considérées la teneur en oxyhémoglobine serait de 12 à 13 0/0 environ, chiffre d'ailleurs assez invraisemblable à première vue. Je rappelle que sur une mesure analogue, basée sur des observations directes au spectroscope, Hénocque indique chez le lapin 13 0/0 dans les muscles blancs et 14 0/0 dans les muscles rouges. Essayons d'autre part de faire un calcul analogue en comparant d'autres régions de spectrogrammes musculaires à des spectrogrammes de sang de grenouille pris sous diverses épaisseurs (Pl. II, série K). Nous

1. Les essais faits avec diverses sources et diverses sortes de plaques permettent de mettre hors de cause l'action propre des unes et des autres dans le fusionnement des bandes jaune-verte.

trouvons que la bande **D-500** environ du muscle entre 0,3 et 0,5 mm. d'épaisseur est à peu près équivalente comme dimensions à celle du sang de l'animal (non dilué), sous 0,1 à 0,2 mm. environ ; de plus, la distance entre cette bande musculaire **589-500** et la bande musculaire violette débutant vers **450** est sensiblement comparable à celle qui sépare la bande verte de la bande de Soret sur les spectrogrammes du sang (intervalle **500-450**). Pour des épaisseurs de muscle et de sang plus grandes, nous trouvons une concordance analogue : la bande **600-480** du sang sous 1/2 mm. d'épaisseur environ se superpose suffisamment à la bande du muscle de 1 à 2 mm. environ, qui empiète sur **D** et va jusqu'à **Cd5**, l'intervalle **580-460** des bandes verte et violette de l'oxyhémoglobine cadre approximativement avec l'intervalle **480-450** environ du spectrogramme musculaire.

Si l'on se base donc sur ces dernières analogies, on n'arrive à la conclusion que la région **589-450** des spectrogrammes du muscle aurait des caractéristiques équivalentes à celles du sang observé sous une épaisseur correspondant au 1/4 ou au 1/5 de l'épaisseur propre de ce muscle, ou, ce qui revient au même, que le pourcentage de l'oxyhémoglobine dans le muscle de grenouille serait au moins 4 ou 5 fois plus faible que dans le sang. La littérature fournit très peu d'indications sur les valeurs de la proportion d'hémoglobine contenue dans le sang de la Grenouille ; Gautrelet, dans un tableau résumant la bibliographie des valeurs hémoglobiques du sang des Vertébrés, indique 8 0/0 : l'ordre de grandeur établi pour les divers groupes des Vertébrés est du reste en général voisin du 1/10. En admettant ceci, on arrive par cette méthode à un pourcentage d'oxyhémoglobine musculaire de l'ordre de 2 0/0. L'énorme différence entre les ordres de grandeur des résultats donnés par les deux calculs ci-dessus (2 0/0 et 15 0/0) corrobore le déséquilibre dont nous avons parlé plus haut. A quoi peut-il tenir ? Plusieurs causes, *a priori*, peuvent être mises en avant :

a) *Pertes de lumière par diffraction ou diffusion au niveau de la préparation*, et différence de sensibilité des plaques aux diverses radiations, Les pertes, en renforçant les bandes et en exagérant le point de fusion des deux bandes jaune-verte, peuvent-elles être impliquées dans le déséquilibre ?

Malgré l'avantage qu'ont les grandes longueurs d'onde sur les petites dans les pertes par diffraction, cette cause d'erreur ne me paraît guère à redouter ; il s'ensuivrait un renforcement général du spectre à côté duquel le déséquilibre dû aux différences de longueurs d'onde serait absolument négligeable. Du reste, Soret a montré qu'une diminution de près de 60 0/0 de la lumière incidente ne produisait qu'un renforcement

de bandes tel qu'en donnerait une augmentation d'épaisseur de l'ordre du 1/10. Une telle variation d'épaisseur serait bien peu de chose dans nos préparations où les pertes sont certainement loin de 60 0/0.

Il y aurait plus à craindre à mon avis des différences d'intensité efficace des diverses régions du spectre sur la plaque photographique, mais nos temps de pose ont été suffisamment variés (de 2 à 5 minutes environ) pour que nous attribuions à ces phénomènes la totalité du déséquilibre.

b) *Superposition d'autres bandes aux bandes jaune-vert de l'oxyhémoglobine*, ce qui induirait en erreur sur leur fusion. Ceci est beaucoup plus sérieux. La première hypothèse qui vient à l'esprit est celle de la coexistence dans le muscle d'hémoglobine réduite, dont la bande unique **D-E** étouffe la région verte qui devrait être encore visible. Un tel mélange, non seulement vraisemblable, mais à coup sûr probable, rend la question singulièrement complexe par le fait que si nous avons affaire à la superposition des deux spectres de l'oxyhémoglobine et de l'hémoglobine réduite, la région bleu-indigo très dégagée (« Das Blau beträchtlich weniger... [absorbirt] » Rollett) du spectre de l'hémoglobine réduite doit être à son tour en partie masquée par l'étalement de la bande violette de l'oxyhémoglobine. Spectrographiquement, il est à peu près aussi impossible de prouver que de renverser cette hypothèse. Je dois dire cependant que, la teinte spéciale, bien décrite par Ranvier, et reconnaissable macroscopiquement, prise par les muscles *post mortem* lorsqu'ils sont isolés entre lame et lamelle, teinte pour laquelle Ranvier constate la réduction spectroscopique de l'hémoglobine, n'apparaît qu'assez tard après l'isolement du tissu ; que nous n'avons jamais constaté son apparition sur nos préparations encore en expérience ; que celles-ci enfin étaient faites dans un délai très bref, l'animal étant à peine immobilisé par un choc sur la tête, ou la section du bulbe, au point qu'il nous était souvent nécessaire de faire la résection complète de la patte pour pouvoir disséquer le gastrocnémien sans être gêné par les secousses de l'animal ; la pièce était donc très fraîche, de plus la dissociation à l'aiguille de ses éléments dans les préparations minces (les seules intéressantes dans cette question), en permettant un contact avec l'air suffisamment direct et intime pour réoxygéner la plus grande part du pigment réduit. Enfin, les spectrogrammes étaient faits sans arrêt à la suite les uns des autres, et l'expérience était menée à son terme sans autres pertes de temps que celles nécessitées par la dissociation du fragment musculaire, les remplacements des châssis et les vérifications indispensables : l'affaire d'un assez petit nombre de minutes. Tout ceci évidemment n'a pas la prétention d'exclure la possibilité

d'une bande de pigments réduits, mais en atténuerait considérablement l'importance par rapport au pigment non réduit. Sans rejeter par conséquent le moins du monde cette hypothèse, je ferai pourtant remarquer que cette bande d'hémoglobine réduite ne résoudrait d'ailleurs pas complètement le problème du déséquilibre dont il était question plus haut, elle serait absolument incapable d'expliquer pourquoi dans notre oxyhémoglobine musculaire, les bandes jaune-vert (qui sont malgré tout visibles et reconnaissables) subsistent à la bande de Soret, à l'inverse de ce qui se passe dans le sang : je rappelle en effet que d'après les déterminations très précises de Dhéré « la photographie ne permet plus de constater nettement la bande (de Soret) dans le violet si, sous une épaisseur de 10 mm. la dilution (d'oxyhémoglobine) est supérieure à 1 pour 30.000; et l'œil ne distingue plus les deux bandes entre **D** et **E** si, sous la même épaisseur de 10 mm., la dilution est supérieure à 1 pour 10.000 ». L'hypothèse n'est donc peut-être pas suffisante.

Quand à la présence de bandes musculaires fusionnées avec les bandes dites de l'oxyhémoglobine, dans la grande bande **Cd1-Cd5 (610-479 environ)**, il est possible d'en admettre en avant et en arrière de ces bandes, mais il y a doute pour le milieu. Pour l'avant, si nous comparons les spectrogrammes musculaires aux spectrogrammes du sang, dans les conditions que nous avons indiquées plus haut, nous constatons que ceux-ci ont en avant de **D** une assez forte bande brillante (**640-600 environ**), subsistant bien au delà de la fusion des bandes vertes. Cette bande brillante n'a aucun équivalent dans les spectres musculaires, sauf pour des épaisseurs de l'ordre de 0,1 à 0,2 mm., c'est-à-dire qu'elle disparaît approximativement au niveau de la fusion des bandes vertes du muscle. Il y a donc là, sans presque aucun doute, une région d'absorption propre à la fibre, et ne dérivant pas directement d'un pigment sanguin.

Pour la région **589-500**, il nous est impossible de prouver l'existence d'une bande propre de la fibre distincte des bandes dites de l'oxyhémoglobine : il suffirait de changer les ordonnées de la courbe de l'oxyhémoglobine sur le schéma ci-joint pour la faire cadrer avec la courbe musculaire, à un ordre d'approximation correspondant à celui de notre courbe d'oxyhémoglobine ; seul, l'étalement de la bande β vers **Cd4**, pour les faibles épaisseurs, peut paraître un peu anormal, et relève peut-être de l'existence d'une sous-bande propre.

Les dernières parties **Cd4-Cd5** de la grande bande sont probablement propres à la fibre.

Tout cela, comme nous l'avons dit plus haut, laisse subsister le déséquilibre : pour l'éliminer, il faudrait admettre que les bandes **589-**

550 et 550-508 du muscle n'ont rien de commun avec les bandes de l'oxyhémoglobine.

c) Le dernier phénomène que l'on pourrait mettre en avant est une *non-identité entre l'oxyhémoglobine du sang et la soi-disant oxyhémoglobine musculaire*, point qui a été indiqué par Mörner. En admettant cette hypothèse, tout se passerait alors au point de vue spectrographique comme si la concentration moléculaire du groupement absorbant la région jaune verte était environ cinq ou six fois plus grande dans le *myochrome* que dans l'oxyhémoglobine sanguine, par rapport au groupement absorbant la bande de Soret; mais toutes ces considérations, certainement très séduisantes, sont évidemment assez aléatoires et prématurées tant que l'étude chimique des pigments musculaires, qui pourra seule en décider, n'aura pas été soumise à de nouvelles recherches.

En résumé, cette étude comparative des spectres musculaire et sanguin de la Grenouille nous amène à conclure qu'il y a coïncidence approchée entre les bandes de l'oxyhémoglobine et certaines bandes du muscle; que cette coïncidence, tant bien que mal satisfaisante au point de vue de la topographie spectrale, n'est peut-être pas absolument rigoureuse à tous les points de vue. Et nous ne pouvons que noter provisoirement, sous réserve de recherches ultérieures, l'importance de la corrélation entre ce fait et la possibilité d'une non-identité chimique entre les oxyhémoglobines musculaire et sanguine.

2° *Bandes sans analogie avec les bandes de l'oxyhémoglobine.* — A côté des bandes dont nous venons de parler, le spectre musculaire de la

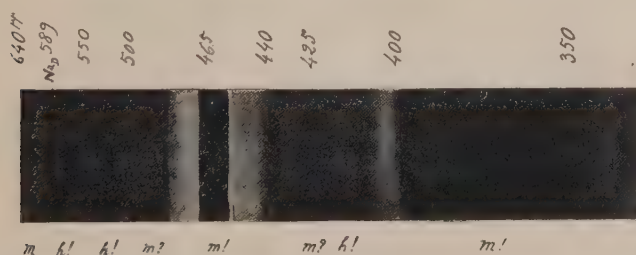


Fig. 42. — Schéma de l'absorption des fibres musculaires de Grenouille.
h = bandes de l'oxyhémoglobine; *m* = bandes musculaires; les ! et ? indiquent le degré de certitude.

Grenouille en contient un certain nombre, faciles à désigner, qui n'ont aucun rapport *direct* avec les pigments sanguins. Ce sont :

1° La bande **640-590** environ, dont il a déjà été question dans le paragraphe précédent ;

2° La bande **500-480**, dont il a été également question plus haut ;

3° Une bande **Cd6-450**, qui se superpose à celle que nous avons trouvée dans le spectre de l'Ecrevisse ;

4° La bande **430-420**, avec réserves, et qui peut tenir à un dérivé de l'hémoglobine ;

5° Une grande bande ultra-violette de **400 à 350** environ, à maxima situés vers **400, 386, 380-370**.

Le schéma ci-joint (fig. 12) résume la discussion.

3° *Comparaison avec le spectre de la myohématine de Mac Munn.* — Quoique la chose n'ait pas grand intérêt, étant donné que les objections de Hoppe-Seyler et de Lévy restent entières, je signalerai qu'on peut retrouver dans nos spectres les bandes dites de la myohématine. La comparaison avec les spectres donnés par Mac Munn pour le cœur de la Grenouille et du Crapaud (fig. 1, n° 10 et 11) est assez satisfaisante, dans la mesure des approximations d'une telle comparaison : notre bande **640-D** englobe la bande **613-593** environ de la myohématine. Les trois bandes **570-560, 558-548, E-b**, de celle-ci peuvent se trouver ensemble incluses dans notre large bande **589-500**. La bande comprise entre **b** et **F** du cœur du Crapaud (fig. 1, n° 11) coïncide avec notre bande **Cd4-Cd5**. Enfin, la bande indigo-violet débutant au delà de **F** se retrouve dans notre bande **Cd6-450**.

Essais de localisation de l'absorption.

De même que pour le cas de l'Ecrevisse, nous nous contenterons de donner le protocole de quelques expériences, en notant pour chacune le détail de la série des spectrogrammes et ses résultats. L'ensemble de ceux-ci sera interprété à la fin,

Série III. Gastrocnémien de Grenouille (1) (Pl. II). — Dissociation donnant en lumière polarisée du blanc-gris de premier

1. L'animal avait été préalablement injecté au NaCl à 6/1.000, pour essayer d'éliminer le sang interstitiel. L'expérience n'avait pas complètement réussi, et quelques hématies étaient encore visibles au microscope dans les dissociations.

ordre, ce qui suppose une épaisseur voisine de 0,4 mm. (et légèrement inférieure), fibres parallèles à la fente du collimateur. Objectif 5 de Nachet, Plaques panchromatiques Lumière. Pose, 3 minutes. Arc charbon-fer. Fente invariable.

Spectrogrammes : III *a*) lumière polarisée, nicols croisés.

III *b*) lumière polarisée, mica quart d'onde parallèle à la fibre.

III *c*) lumière naturelle.

III *d*) mica quart d'onde seul entre nicols croisés, à 45° des nicols.

Les résultats sont résumés dans le tableau suivant :

(Série III).

(III a) Lumière polarisée.	Bande d'absorption faible de $-f$ à D (640-589), absorbant (640) et laissant passer deux raies vers $-2,2$ (616)	La bande continue au delà de D , qui est affaibli, jusqu'à 12 (496) laissant passer 2,9 (564) 7 (528) 10,5 (506).	Bande faible 13,5-20,5 (488-458) renforcée de 13,5 à 16,5 (488-474) et de 18,5 à 20 (467-460). La raie 17,5 (470) manque.	Assez forte bande 23-25 (451-446).
(III a) (suite).	Bande légère 32,5-34,5 (426-422), Bande légère 37-39 (416-412)	Bande légère 49-54 (394-383) laissant passer 5 l'affaibli (390) 55 (380).	Bande légère 56-59 (378-372, les raies du groupe (370-368) sont nettes.	Bande au delà de 61 (368).
Régions correspondantes dans III c :				
(III c) Lumière naturelle.	Bande brillante de -4 à D 640-589). Raies passant — (640) — 2,2 (616) — 2 614).	Bande très légère entre D et 2,9 (564). Sept raies passent entre 2,9 et 7. Dix raies entre 7 et 12,5 (494).	Bande faible (488-458) sans renforcement partiel (488-474). La raie 470 est présente.	Assez forte bande 23-25 (451-446).
(III c) (suite).	Bande légère 32,5-34,5. Bande légère 37-39.	Plusieurs raies floues entre 49 (394) et 54 (383) faisant presque une faible bande brillante continue.	Plusieurs raies floues visibles entre 56 (378) et 59 (372).	Région faible au delà de 61 (368) jusqu'au bout (335 ?).
Régions correspondantes dans III d :				
(III d) (mica $1/4 \lambda$)	Bande brillante assez faible.		Pas de bande 13,5-20,5 comparable.	
(III d) (suite).	Pas de bande 32,5-34,5. Pas de bande 37-39.			L'ultra-violet dans III d est invisible après 62 (366). Il est donc impossible de tenir compte de cette région.

Les chiffres en italique représentent les notations en *mm.* de spectrogramme; les chiffres en caractères gras, les longueurs d'onde ($\mu\mu$) correspondantes.

Résumé. — Nous avons donc dans cette expérience, série III, comme bandes spéciales à la préparation en lumière polarisée :

640-564 ? absorbant en partie ou totalité : **640, 610 ? 589 ?**

564-494.

488-474, faible.

394-384 ??

372-370 ??

Comme bandes générales aux divers spectrogrammes :

467-460.

452-446.

426-422.

416-412.

Série IV. Gastrocnémien. — Dissociation donnant, en lumière polarisée, le gris-blanc de premier ordre, donc voisine de 0.08 à 0.10 mm. d'épaisseur. Fibres parallèles à la fente. Fente constante. Objectif N-achet. Panchromatiques Lumière, pose 3 minutes. Arc charbon-fer (Pl. II).

Spectrogrammes : *IV a*) lumière polarisée.

IV b) lumière polarisée, mica quart d'onde parallèle à la fibre.

IV c) lumière naturelle.

IV d) mica quart d'ondé seul entre nicols.

(Série IV)

<i>(IV a)</i> Lumière polarisée.	Bande totale de — 4 à + 12 (640-496). Traces de 11,5 (500).	Bande faible 14-22,5 (484-454) renforcée de 14 à 17 (471).	Bande faible à partir de 48 (396). Traces de 49 (394) 52 (387) 55 (380).
<i>(IV c)</i> Lumière naturelle.	Nombreuses raies de — 4 à + 12.	Bande très faible de 17 à 22,5.	Assez nombreuses raies floues visibles 48-49 (396-394), 52 (387), 55-56 (380-378), 57-58 (377-376), 61-64 (368-362), 66-67 (358-335 ?).

Particularités des régions correspondantes de *IV b* et *IV d*.

Dans *IV b*, la région antérieure à **D** est plus faible que sur *IV c*. Se méfier de la bande — 4 à **D** (**640-589**) en lumière polarisée.

Dans *IV d*, pas de bandes correspondantes.

Dans *IV b* et *IV d*, région après 62-65 (**366-360**) à peu près nulle, par conséquent inutilisable.

Nous avons donc ici, comme bandes spéciales aux spectrogrammes en lumière polarisée :

640-589 sous toutes réserves.

589-494.

484-472.

394-388 ? faible.

388-380 ?? faible.

380-360 ?? faible.

Comme bandes générales :

472-454 très faible.

La région comprise entre 30 et 40 mm. (**432-410**) ne paraît donner lieu à aucune absorption à cause de la faible épaisseur de la préparation.

Série R. Mylohyoïdien — Dissociation donnant en lumière polarisée du blanc de premier ordre, donc de 0,1 à 0,2 mm. d'épaisseur. Fente à 45° des fibres. Objectif 5 Nachet. Panchromatiques Lumière, pose 4 minutes. Arc au charbon-fer.

Spectrogrammes : *Ra*) lumière polarisée.

Rb) lumière polarisée, mica quart d'onde parallèle aux fibres. Fente légèrement réduite.

Rc) lumière naturelle. Fente légèrement réduite.

Rd) mica quart d'onde seul entre nicols croisés, la fente à 45° du mica.

Re) source seule, lumière naturelle, avec le même objectif 5.

Résultats : Dans *Ra*, une bande complète de — 4 mm. (**640**), début de sensibilité de la plaque, jusqu'à 11 (**502**). Aucune raie visible, sauf très faiblement 11 et 11,5 (**502** et **500**). Dans *Rc*, il y a également une bande complète de — 4 à + 2,5 environ (**640-558**). Cette région est elle-même extrêmement faible, quoique visible, dans *Ra*, et il est possible que cette bande tienne à une question de temps de pose : il est plus prudent de ne pas en tenir compte. Dans *Rc*, il existe un groupe de 11,5-13,5 (**500-488**) qui s'affaiblit dans *Ra*, tout en restant très nette; dans *Ra*, quelques petites raies de ce groupe (**496**) entre les grosses sont encore visibles, alors que d'autres raies antérieures à **500**, qui sont plus importantes dans *Rc* (lumière naturelle) ont déjà disparu.

Nous trouvons ensuite en lumière polarisée *Ra* une bande faible 13,5-21,5 mm. (**438-456**), les raies de la source y passant quoique affaiblies; la région correspondante de *Rc* (lumière naturelle) montre

une bande extrêmement faible, $13,5-21,5?$ renforcée légèrement sur $13,5-16\text{ mm.}$ (**488-475?**).

La région $30-40$ (**432-410**) paraît absolument identique sur les deux clichés Ra et Rc, sans traces d'absorptions appréciables.

Quant à l'extrémité de l'ultra-violet, elle est extrêmement faible en lumière polarisée à partir de 50 mm. (**392**). Des traces de $50-51$ (**392-390**), $54?$ (**383?**). En lumière naturelle, elle est faible, mais visible dans la même région ; au delà de 50 mm. , un certain nombre de raies floues sont visibles, $50-55\text{ mm.}$ (**392-380**), 54 (**383**), 55 (**380**), 57 (**376**), 58 (**374**), 61 (**370**).

Nous trouvons donc, comme bandes spéciales à la lumière polarisée :

566-500.

500-488 très faible.

Bandes? sur **380, 376, 374? 370?**

Comme bande générale :

488?-460 très faible.

Série L.— Nous avons recherché à titre comparatif sur deux spectrogrammes obtenus avec l'arc au charbon ordinaire, en lumière polarisée et en lumière naturelle, les principales bandes précédemment obtenues.

Mylohyoïdien. — Dissociation de $0,2\text{ mm.}$ environ. Objectif 3 Nachet. Panchromatiques Lumière, pose 4 minutes. Arc au charbon.

Spectrogrammes : La) lumière polarisée.

Lb) lumière naturelle, fente légèrement réduite.

Résultats : une bande brillante — 4 à **D** (**640-589**) visible en lumière naturelle, s'affaiblit en lumière polarisée sans disparaître ; **D** est de même affaibli. La raie $1,9\text{ mm.}$ (**572**) faible, mais nette en lumière naturelle, est nulle en lumière polarisée ; toute la région **D-5** (**589-540**) y subit du reste un fort affaiblissement (1). Comme suite à cette bande, une bande $5-7$ (**540-530**) existant en lumière naturelle est renforcée en lumière polarisée, ainsi qu'une autre bande $8,5-11,5$ (**518-500**) : il y a certainement une bande générale **D** jusqu'à **500** en lumière polarisée (et peut être étendue en avant de **D**). La bande obscure $18,5-20,5$ (**467-460**) se retrouve sans guère de

(1) Comme on l'a vu précédemment, les nicols affaiblissent légèrement cette région, mais sans l'absorber totalement. Aussi avons-nous augmenté le temps de pose de cette série, ce qui rend ce résultat d'autant plus significatif.

modification sur les deux spectrogrammes, ainsi qu'une bande 27-35 (**440-420**). Par contre, une bande faible 39-46 (**412-400**) existe exclusivement en lumière polarisée. Quant à la fin de l'ultra-violet, les raies sont très faibles dans le spectrogramme *La*, mais il est difficile d'en tirer une conclusion précise.

Séries A et M. — Nous avons fait enfin quelques spectrogrammes comparatifs avec des plaques ortho A, et l'arc au charbon ordinaire, pour préciser les détails de la région verte.

Série A : **Muscles de la cuisse**, dissociation de 0,1 à 0,2 mm. environ. Objectif 5 Nacet. Pose 5 minutes (série complète de *Aa* à *Ad*, analogue aux précédentes). Fente légèrement réduite pour *Ac* (lumière naturelle).

Série M : dissociation de **mylohyoïdien**, 0,1 à 0,2 mm. Objectif 3. Pose 3 minutes. Lumière polarisée (*Ma*) et lumière naturelle (*Mc*) seulement, avec fente réduite dans ce dernier cas.

Résultats : Ces deux séries nous montrent que la raie 1,9 mm. (**572**) paraît, comme chez l'Ecrevisse, manquer en lumière polarisée. **D** y subit aussi un affaiblissement.

Interprétation des résultats précédents.

Tous ces résultats, de précision très diverse, sont sensiblement concordants et permettent de déterminer les valeurs moyennes d'un certain nombre de bandes spéciales aux disques Q ou générales à la fibre, d'après les mêmes raisonnements que nous avons faits pour l'Ecrevisse.

1° Bandes spéciales aux disques Q :

640-589 (?)

589-500 environ, très importante, subdivisée en deux sous-bandes (série III) : **589-560** et **560-500** (les deux bandes dites de l'oxyhémoglobine).

490-470 importante.

412-400 (??) assez douteuse.

394-384 (?)

378-360 importante et assez sûre.

2° Bandes générales :

470-454 importante et sûre.

452-446 (?) assez peu sûre.

428-422 (?) » »

416-412 (?) » »

3° Bandes de la myohématine. — Comme pour l'Ecrevisse, la bande située vers **450**, que l'on peut homologuer à la dernière des spectres de Mac Munn, à une localisation différente des bandes antérieures. Mêmes conclusions que pour l'Ecrevisse, sous les mêmes réserves.

Adducteur postérieur de la Moule

Quoique nous n'ayons pas l'intention d'étudier spécialement les muscles lisses, nous croyons intéressant de donner à titre comparatif le protocole de quelques spectrogrammes obtenus avec l'adducteur postérieur de la Moule.

Série II. — Adducteur postérieur, *Mytilus edulis* L. Arc au charbon, alliage de Wood et Fer. Panchromatiques Lumière, pose 4 minutes : épaisseur 3 mm.

Tout le spectre est obscur, sauf la région des raies **Cd5** et **Cd6** (**479-467**) qui passent.

Série V5. — Arc au charbon, Fer et craie. Panchromatiques Lumière, pose 2 minutes $\frac{1}{4}$. Epaisseur du muscle : 1,5 mm. Le spectrogramme est comparé à un spectrogramme des liquides interstitiels s'étant écoulés du muscle, sous 1,5 mm. d'épaisseur, avec 2 minutes $\frac{1}{4}$ de pose ; et à un spectrogramme de la source, avec également 2 minutes $\frac{1}{4}$ (Pl. II).

Le spectrogramme musculaire montre :

Une bande de — $4?$ à 20,5 (**640-460**), avec traces du groupe de raies 11,5-14 mm. (**500-484**).

Une bande légère 23-25 (**452-446**).

Une bande légère 28-30 (**438-432**).

Une bande de 35 à l'extrémité (**420-335?**).

La même préparation de muscles sous 1,5 mm. d'épaisseur est employée pour un nouveau spectrogramme avec 3 minutes de pose, pour accentuer les détails de la région visible du spectre. Ce spectrogramme donne (fig. 14) :

Bande de — $4?$ à 11,5 (**640-500**) avec traces de — 2,5 (**620**) et + 2,9 (**564**).

Le groupe de raies 11,5-14 (**500-484**) passe, mais affaibli.

Bande faible de $14?$ à 20,5 (**484? - 460**).

Bande **28-30** (**438-432**).

Bande **35-77** (420-335?).

Les liquides interstitiels présentent des bandes faibles dans la région antérieure jusque vers *11 mm.* (**500** environ) avec lesquelles la grande bande antérieure du muscle a peut-être des affinités. Bien entendu, il n'est pas question ici de localisation, et les bandes sont générales à toute la fibre.



Fig. 14. — Schéma du spectre de l'adducteur postérieur de la moule.

Je ferai remarquer la présence d'une bande dans la région **465**, à l'endroit où nous en avons déjà vue une dans les cas précédents où elle représentait également une bande générale.

Il est difficile de dire, avec ces documents, si ce spectre a des affinités avec la myohématine de Mac Munn, ses données ne présentent cependant rien de contradictoire avec une telle assimilation.

CHAPITRE IV

Conclusions générales

La comparaison des spectrogrammes des divers muscles fournit, malgré le petit nombre des types étudiés, des enseignements très intéressants et dont quelques-uns sont probablement susceptibles de généralisation — avec, bien entendu, les réserves d'usage à ce point de vue.

1° La somme des bandes d'absorption des spectres élémentaires des différentes parties d'une fibre, tels qu'ils résultent de nos essais de localisation, n'est pas toujours rigoureusement superposable au spectre général du même muscle, sous une épaisseur correspondante : il y a dans les spectres élémentaires des renforcements partiels de certaines bandes à peine perceptibles dans les spectres généraux. Ceci découle avec une grande évidence des propriétés optiques spéciales qu'ont les corps hétérogènes, propriétés dont nous verrons plus loin des exemples à propos des indices de réfraction. Les bandes spéciales des disques Q se trouvent noyées, dans les spectrogrammes généraux, par des rayons lumineux ayant passés sur leurs bords. Il n'y a rien là qui puisse nous surprendre, mais la constatation était à spécifier.

2° La comparaison des spectres musculaires avec les spectres sanguins nous montre que certaines bandes des spectres musculaires ont des affinités avec le spectre des pigments sanguins (bandes dites : dérivées hématiques). Ces affinités sont telles qu'elles ne représentent probablement pas, au point de vue moléculaire, une identité complète entre les deux substances absorbantes. D'autres bandes au contraire (bandes dites : dérivées sarcoplasmiques) n'ont aucune affinité immédiate avec les bandes du pigment sanguin et résultent probablement de l'absorption du plasma musculaire lui-même (*sarcoplasme sensu lato*) et de ses éléments. Ce sont les bandes spéciales à la fibre dont nous avons parlé dans le cours de ce travail.

3° Au point de vue de la localisation dans la fibre striée, il y a lieu de remarquer que les bandes dérivées hématiques sont localisées au

disque Q. Les pigments d'origine sanguine ne sont donc pas uniformément répartis dans la fibre. Les bandes dérivées sarcoplasmiques peuvent être, soit localisées au disque Q, soit générales à toute la fibre, aucune bande n'est localisée au disque I.

4° En comparant les spectres des trois types entre eux, nous constatons qu'il y a des bandes spécifiques à chacun d'eux, et des bandes communes à tous les trois. Parmi les bandes spécifiques, il faut ranger les dérivées hématiques, dont les affinités, d'un pigment sanguin à l'autre, sont très discutables et ne sont en tout cas point démontrées. Parmi les bandes communes, il y a lieu de citer plus particulièrement celle qui a pour moyenne **465** et que nous trouvons dans les trois échantillons étudiés, avec une constance d'autant plus remarquable que les trois types sont très éloignés les uns des autres aussi bien comme conditions biologiques que comme position systématique (1). Il est intéressant de noter que cette bande est à la fois commune et sarcoplasmique, c'est-à-dire que dans aucun cas elle n'est localisée à un élément donné de la fibre.

L'ensemble des bandes ultra-violettes s'étendant de **400 à 350** environ paraît également commun, sous la réserve des approximations de ses valeurs. Cet ensemble est localisé aux disques Q dans les deux fibres striés, il n'est évidemment pas question d'une telle localisation pour la bande **420-310** environ, qui l'englobe, dans l'adducteur du Moule (2).

Il semblerait que les bandes communes soient l'indication de groupements moléculaires très importants et fondamentaux de la fibre musculaire, peut-être même une condition nécessaire de la contractilité.

Ces diverses relations se résument dans le tableau suivant :

Bandes d'absorption des muscles	Dérivées sarcoplasmiques	Communes à divers types	Générales à toute la fibre.
	Dérivées hématiques	Spécifiques	Localisées aux disques Q dans la fibre striée.

Nous arrivons donc à cette conclusion importante que dans les divers

1. Il faut noter qu'en dehors de nos échantillons, cette bande coïncide approximativement avec le début des dernières bandes figurées par Mac Munn dans les spectres des divers muscles, ce qui contribue à montrer sa généralité.

2. Enfin, nous verrons dans la III^e partie qu'une bande d'absorption commune et générale doit tomber sur **275** $\mu\mu$.

types striés la composition des disques I doit-être spectroscopiquement la même, la composition globale des disques Q étant au contraire spécifique.

Considérations théoriques.

Quelles indications ces faits nous donnent-ils au point de vue de la théorie de la fibre musculaire striée ? Tout l'intérêt de ces observations dérive évidemment des relations étroites existant entre les bandes d'un spectre d'absorption et certaines molécules, groupements moléculaires, radicaux ou fonctions du système absorbant. On admet aujourd'hui que le spectre d'absorption d'une substance donnée est la somme des spectres de ses éléments ; de nombreux exemples en sont fournis par les belles recherches de Soret, Blyth, Dhéré, sur la constitution spectrale des albuminoïdes. Deux systèmes de substances ayant leurs bandes d'absorption topographiquement identiques sont identiques aux variables près qui n'interviennent pas dans l'absorption ; par contre, il n'est pas démontré que deux systèmes de constitution voisine aient nécessairement des spectres topographiquement très voisins, à moins d'avoir des groupements moléculaires absorbants communs. En particulier dans une famille de corps donnés, la propriété d'absorber une certaine bande ou un certain système de bandes est supportée par un groupement moléculaire constant, la réciproque n'étant pas nécessairement vraie, c'est-à-dire que plusieurs systèmes indépendants de bandes peuvent, suivant les circonstances, dépendre d'un seul et même groupement moléculaire.

Il y a là une relation avec ce que l'on connaît dans la chimie des colorants organiques : pour qu'un corps soit coloré, il est nécessaire qu'à son radical s'adjoignent des groupements « chromophores », supports de la propriété colorante, et des groupements « auxochromes » sans lesquels les propriétés colorantes des chromophores ne sont pas mises en valeur. La couleur du corps est la résultante des couleurs spécifiques de ses chromophores dans les conditions déterminées par les auxochromes, et deux corps de constitution très voisine peuvent être l'un coloré, l'autre non, du fait de la présence ou de l'absence de l'auxochrome dans leurs molécules.

Dans notre cas de l'absorption, tout se passe comme si chaque bande — ou mieux chaque système de bande — était relié à une sorte de groupement chromophore, la somme des chromophores déterminant

l'absorption du corps total, aux degrés de liberté près qu'y introduisent des auxochromes hypothétiques.

Appliquons cette théorie élémentaire à la fibre musculaire, et voyons quels enseignements nous pouvons tirer des recherches précédentes sur les relations et la répartition des groupements moléculaires chromophores dans la fibre, par conséquent sur la constitution intime de celle-ci.

Considérons, pour schématiser, chaque système de bandes comme dépendant d'un groupement moléculaire différent.

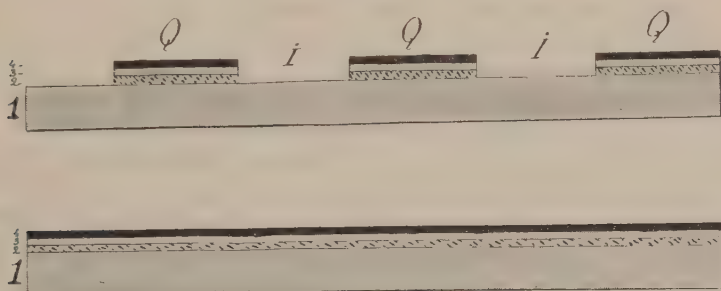


Fig. 15. — Diagrammes schématisant la théorie de la localisation de groupements moléculaires absorbants dans la fibre striée (en haut) et dans la fibre lisse (en bas).

1. Groupements moléculaires absorbant les bandes générales.
 2. Substance biréfringente.
 3. Groupements moléculaires absorbant les bandes sarcoplasmiques.
 4. Groupements hématisques.
- Q, I. Disques de la fibre striée.

1° Tout se passe comme si le groupement chromophore absorbant les bandes générales représentait un substratum fondamental de la fibre, ou une partie constituante indispensable de la substance fondamentale de celle-ci. Ce groupement moléculaire existe dans toute la longueur de la fibre striée, aussi bien au niveau des disques Q que des disques I, c'est le seul de ceux que nous avons étudiés qui ait une répartition topographique comparable dans la fibre lisse ou striée, puisque dans l'une et l'autre il n'est pas localisé à des régions données de la fibre. Son caractère de groupement commun aux diverses fibres étudiées, en même temps que cette répartition concordante, semblent en faire un des groupements les plus importants du tissu musculaire, peut-être même, comme nous l'avons déjà exprimé plus haut, une condition nécessaire de la contractilité.

2° Sur ce substratum à position constante se trouvent construits d'autres groupements moléculaires à position variable ; d'autres chromophores sarcoplasmiques, et les chromophores hématiques, qui sont nécessairement uniformément répartis dans la fibre lisse (1), mais qui sont nettement localisés aux disques Q dans la fibre striée. Cela fait que le disque Q constitue un édifice moléculaire (uni- ou multi-moléculaire, peu importe) beaucoup plus complexe que le disque I, et de composition spécifique alors que celle du disque I ne l'est peut-être pas.

Si l'on ajoute à ceci que la substance biréfringente, dont les propriétés optiques nous ont servi à faire la totalité de cette étude, est elle aussi généralisée dans la fibre lisse, mais localisée aux disques Q dans la fibre striée, nous voyons que cette fibre striée se comporte comme une fibre lisse dont une partie de la substance se serait fragmentée périodiquement sur un substratum fondamental continu (fig. 15).

Comme nous le disions plus haut, il n'est pas démontré mais il est possible que plusieurs de ces propriétés que nous avons attribuées, pour schématiser, à des groupements moléculaires différents, soient tributaires d'un seul de ces groupements : et en particulier que le complexe moléculaire possédant l'état biréfringent produise en même temps les bandes sarcoplasmiques localisées aux disques Q dans la fibre striée (2).

Cette rétraction en groupes réguliers de molécules sarcoplasmiques, de chromophores hématiques, et de substances biréfringentes, sur une sorte d'axe continu formé par d'autres molécules de position inaltérable, produit une sorte de croissance périodique de la complexité moléculaire qui paraît devoir être un des faits les plus caractéristiques que la spectrographie mette en évidence de la constitution des fibres striées ; et il serait particulièrement intéressant de rechercher quelles causes peuvent, dans le passage de l'état lisse à l'état strié, amener un complexe uniforme à devenir un complexe périodique.

1 On s'apercevrait évidemment de leur localisation à la simple observation directe.

2. Il est à noter que d'après les courbes de Soret, la myosine ne possède pas de bandes d'absorption antérieures à μ . Si c'était vraiment la myosine qui était biréfringente dans le muscle comme le voulaient Schipiloff et Danilewsky (1881), la remarque ci-dessus n'aurait pas de raison d'être. Mais comme nous le verrons plus loin, ce sont peut-être simplement des composants de la myosine qui interviennent dans la biréfringence et il n'y a pas d'impossibilité *a priori* à leur appliquer les indications ci-dessus.

CHAPITRE V

Dichroïsme

Certains muscles, observés macroscopiquement *in toto*, paraissent être le siège de phénomènes de dichroïsme ; quelques auteurs (Malaquin) (1) emploient d'ailleurs, peut-être par méprise, ce terme en parlant de l'optique des fibres musculaires. En réalité, les phénomènes de colorations accidentelles que l'on observe, suivant des incidences variées, sur des fibres musculaires, ne sont pas dus à du dichroïsme au sens strict où l'on emploie ce mot en optique cristalline (différences d'absorption suivant les diverses directions principales d'élasticité optique). Nous avons essayé en vain de mettre en évidence du dichroïsme sur diverses fibres musculaires par les procédés usuels employés en minéralogie : l'examen au microscope polarisant, avec le polariseur seul, analyseur enlevé, ne montre pas de différences de teintes suivant que l'axe optique des fibres est parallèle ou perpendiculaire au plan principal du polariseur. L'essai a été fait sur des muscles de Grenouille, depuis les épaisseurs de l'ordre du $1/10$ de mm, jusqu'à $1/2$ centimètre environ (un gastrocnémien entier) sans montrer de variations de la couleur jaune rougeâtre caractéristique du tissu frais ; l'examen spectroscopique a en outre été fait dans les deux positions principales, sans aucun résultat positif. Enfin, pour le cas où l'énorme absorption du pigment rouge aurait pu masquer le dichroïsme, un essai a été fait sur une préparation de muscles d'Ecrevisse : aucun résultat non plus. Il est possible que dans des cas très particuliers des pigments cristallins spéciaux puissent donner à des muscles du dichroïsme, mais il ne s'agit en tout cas certainement pas d'une propriété fondamentale du tissu musculaire.

Les phénomènes de pseudo-dichroïsme que l'on observe macroscopi-

1 Malaquin, *Recherches sur les Syllidiens*, thèse, Lille, 1895.

quement paraissent du reste relever d'une autre cause : d'une décomposition par diffraction et interférence des faisceaux lumineux réfléchis à la surface du muscle. Cela rentre dans le problème général de la diffraction par les fibres musculaires striées, problème qui sera traité dans un chapitre suivant.

On pourra juger, sur les deux spectrogrammes de Pl. II, de l'absence de dichroïsme dans les fibres de Grenouille : un faisceau du muscle de 2 mm. d'épaisseur a été spectrographié dans les deux positions principales, parallèlement et perpendiculairement à un polariseur, la fente du spectrographe étant à 45° de la direction du nicol. Les deux plaques ont été posées un temps identique, et développées ensemble dans le même bain ; on remarquera seulement une très légère différence d'intensité générale entre les deux clichés, qui est peut-être redevable à l'action du faisceau fibrillaire sur l'onde lumineuse émergeant du polariseur ; c'est un réseau qui se comporte, jusqu'à un certain point, comme un analyseur.

Dichroïsme provoqué. — Je rappelle que, sur les conseils d'Ambronn, Meigs (1908) dit avoir tenté de provoquer du dichroïsme dans les muscles au moyen de colorants, d'après la technique qui avait réussi à Ambronn dans d'autres matériaux. Meigs n'a obtenu aucun résultat (1).

1. Meigs, The structure of the element of cross-striated muscle, *Zeitschr. f. Allg. Phys.*, 1908, Bd VIII, pp. 81-120, 3 pl.

DEUXIÈME PARTIE

INDICATIONS SOMMAIRES SUR LES INDICES DE RÉFRACTION DES MUSCLES

L'étude de l'indice de réfraction des tissus a une importance considérable à divers points de vue : si elle est fondamentale dans le cas où les tissus étudiés sont normalement placés, dans l'organisme, sur le trajet de rayons lumineux et font partie d'un appareil optique (milieu de l'œil), elle n'a pas moins d'intérêt, pour des raisons d'un ordre différent, vis-à-vis d'autres tissus qui n'ont pas de rôle dioptrique : on connaît en effet les relations assez étroites qui relient l'indice de réfraction à diverses caractéristiques moléculaires des corps, et l'on peut voir dans la recherche des variations de ces indices un moyen de pénétrer dans l'intimité des réactions physiologiques des tissus vivants.

Historique. — Les indications relatives à des indices de fibres musculaires ne sont pas très nombreuses. Je n'insiste pas sur les indications qualitatives des histologistes qui ont décrit depuis très longtemps, sans mesures à l'appui, les « différences de réfringence » entre les divers disques de la fibre striée (Ranvier, etc.) et entre ses divers états, contraction ou relâchement (Wagener).

Les premières mesures à ma connaissance sont celles de Valentin (1879), dans le remarquable travail où il a donné les indices de toute une série de tissus animaux. Valentin opérait ses mesures au réfractomètre Abbe sur de gros fragments de muscles. Voici quelques-unes de ces mesures :

Homme, biceps brachii	1,3537
Jeune chauve-souris, pectoraux	1,3870

Les indices donnés par Valentin varient, suivant les échantillons entre 1,35 et 1,39.

Plus récemment Exner (1887) a entrepris l'étude de la fibre musculaire de l'Hydrophile, au moyen de son micro-réfractomètre. Sa méthode est fondamentalement une méthode d'immersion, consistant à étudier les rapports de l'objet avec un liquide d'indice connu qui la baigne. Les liquides employés par lui à cet effet étaient des solutions concentrées d'albumine de l'œuf, ou des liquides des milieux de l'œil.

Les valeurs qu'il donne pour les fibres d'Hydrophile au repos oscillent au voisinage de $n = 1,363$:

$$n = 1,3616.$$

$$n = 1,3636.$$

$$n = 1,3667.$$

Pour des muscles du fémur :

$$n = 1,3625.$$

$$n = 1,3627.$$

Dans ce mémoire, Exner montre un désaccord entre ses mesures directes d'indices et les indices que l'on pourrait déduire des mesures de biréfringence faites par les auteurs précédents (von Ebner).

Il donne en outre une application de sa méthode de mesures à la contraction, et un chapitre intéressant où il étudie la nature des images microscopiques de la striation musculaire.

CHAPITRE PREMIER

Etude des indices de réfraction de muscles au réfractomètre Abbe

Il faut étudier successivement l'indice des muscles, macroscopiquement, et l'indice des fibres microscopiquement : il n'est pas en effet démontré que l'indice du muscle soit le même que l'indice des fibres, étant donné l'état hétérogène du système. Le premier genre d'études correspond à celles de Valentin, le second à celles d'Exner.

Le type du procédé inauguré par Valentin consiste à traiter le muscle par la méthode employée usuellement pour les corps mous ordinaires. Je rappelle qu'elle consiste essentiellement à presser le corps mou contre le prisme ou la demi-boule d'un réfractomètre genre Abbe ou Pulfrich, et à étudier la limite de réflexion totale des rayons lumineux contre la surface plane ainsi formée. L'avantage de cette méthode est d'être extrêmement rapide et de permettre la mesure du tissu tel qu'il vient d'être enlevé du corps de l'animal, sans aucune préparation préalable et sans aucune chance de détérioration intime.

Mais au point de vue de l'interprétation des indices obtenus par cette méthode, il est essentiel de spécifier que ce sont des indices *bruts*, du complexe *total*, et qu'ils ne doivent pas être interprétés directement vis-à-vis des relations des éléments intimes du muscle.

La valeur de la mesure est en effet ici la résultante générale des valeurs partielles de tout le système hétérogène représenté par le bloc musculaire ; et dans cet ensemble jouent un rôle non seulement les diverses parties des fibres qui ont des indices élémentaires différents, mais encore les éléments du muscle autres que la fibre musculaire et en particulier tous les liquides interstitiels (plasma sanguin, mélanges de liquides écoulés de lésions des fibres, eau de mer, etc.).

Nous montrerons plus loin le rôle de ces liquides interstitiels qui ont probablement une importance considérable dans la valeur totale de l'indice.

Il semblerait à première vue que l'hétérogénéité ne puisse avoir pour résultat que de rendre floue la limite du cône de pénombre, ce qui ramènerait à une hésitation d'un quart ou d'un demi-degré sur la valeur de l'angle d'émergence : une question de décimales. En réalité les différences entre l'indice total et les indices élémentaires paraissent beaucoup plus importantes et l'on relève quelquefois des discordances assez considérables entre les mesures de mêmes préparations à l'Abbe (muscle total) et par immersion (fibres isolées).

Indices des corps hétérogènes.

Pour nous rendre compte de la valeur des liquides interstitiels sur l'indice total d'un système hétérogène, nous avons constitué un certain nombre de corps hétérogènes, soit au moyen de brins de coton imbibés de liquides, soit avec diverses émulsions.

Voici les résultats des mesures d'indices de ces corps hétérogènes obtenues à l'Abbe par les méthodes usuelles.

EXPÉRIENCE I

Coton ordinaire très légèrement imbibé d'un liquide d'indice inférieur au sien (eau).

	N _D
	—
Indice de { Eau seule	1,333
{ Coton imbibé (1)	1,33(3)
{ Coton seul (mesuré par immersion) .	1,542

EXPÉRIENCE II

Coton ordinaire très légèrement imbibé d'un liquide d'indice supérieur au sien (mono-bromure de naphthaline) :

	N _D
	—
Indice du { Bromure de naphthaline	1,657
{ Coton seul (mesuré par immersion). . .	1,542
{ Coton imbibé	1,62(3)

1. Indice obtenu par le procédé (fig. 6 page 44) de la notice de Zeiss Mess 172 (1907) où le corps à mesurer est pris entre les deux prismes triangulaires du réfractomètre, et où la lumière incidente traverse les deux prismes. Toutes ces recherches ont été faites avec le réfractomètre modèle III (petit modèle) où la valeur de l'angle d'émergence est seule lue directement,

EXPÉRIENCE III

Coton de verre imbibé d'eau :

	N_D
	—
Indice de { Eau	1,333
{ Coton de verre (par immersion). . .	1,551
{ Coton imbibé.	1,33(3)

EXPÉRIENCE IV

Coton de verre imbibé de bromure de naphtaline :

	N_D
	—
Indice du { Bromure de naphtaline	1,657
{ Coton de verre seul (par immersion). .	1,55(1)
{ Coton imbibé	1,61(7)

EXPÉRIENCE V

Emulsion d'eau dans de l'huile de vaseline. L'émulsion est obtenue par battage, l'eau est en gouttelettes dans la vaseline :

	N_D
	—
Indice de { Eau seule	1,333
{ Huile de vaseline seule	1,481
{ Emulsion	1,48(1)

EXPÉRIENCE VI

Emulsion d'huile d'olives dans de l'eau obtenue par battage (gouttelettes d'huile dans l'eau) :

	N_D	
	—	
Indice de {	Eau	1,333
	Huile d'olives	1,471
	1° Emulsion	1,47(3)
	2° Emulsion	1,47(2)

Par la même méthode que les expériences précédentes, la lumière traversant les deux prismes du réfractomètre.

Par l'autre méthode (fig. 4, page 10 de la notice Zeiss indiquée plus haut) où la lumière pénètre directement dans le prisme supérieur du réfractomètre, on obtient parfois une valeur du même ordre : $N_D = 1,47(1)$, et parfois aussi, surtout lorsque les deux substances de l'émulsion commencent à se séparer, une seconde limite très pâle donnant $N_D = 1,33(3)$ l'indice de l'eau.

On voit donc que la valeur brute de l'indice total du corps hétérogène représente tantôt l'indice exclusif d'une des substances de la mixture (et en général celui du liquide interstitiel), tantôt un indice intermédiaire entre les indices des corps en présence.

Des expériences analogues peuvent être faites directement sur des muscles :

EXPÉRIENCE VII. — ADDUCTEUR POSTÉRIEUR DE MOULE.

1° Le muscle est retiré frais de l'animal et appliqué directement contre le prisme.

N_D compris entre 1,34(5) et 1,36(2).

2° Le même muscle est serré entre les mors d'une pince à forcipressure (pince de Péan) : la goutte de liquide qui en découle (et qui représente les liquides interstitiels mélangés à très peu de plasma musculaire) donne, dans deux compressions successives :

1 ^{re} goutte.	$n_D = 1,347$
2 ^e goutte.	$n_D = 1,366$.

Les débris solides restant dans la pince, examinés, montrent qu'*il n'y a pas eu* un véritable broyage pouvant exprimer le suc sarcoplasmique, les fibres sont encore très nettes, peu déformées, et la biréfringence n'est pas altérée (1). Il est donc probable que la proportion de plasma musculaire écoulé a dû être très faible et que *les liquides interstitiels ont représenté la plus grande part du liquide exprimé*. L'accord entre les expériences I et II est donc frappant. J'ajouterai que la méthode d'immersion montre, sur un fragment du même muscle, un indice nettement supérieur à 1,38.

EXPÉRIENCE VIII

Une autre expérience, moins démonstrative parce qu'il peut s'y mêler des variations osmotiques de l'indice du muscle (variations qui seront étudiées plus loin) peut être faite en laissant tremper le muscle dans un liquide d'indice élevé, de façon à ce que celui-ci remplace les liquides interstitiels.

Adducteur postérieur de Moule, appliqué contre le prisme : $N_D = 1,35$.
Glycérine. $N_D = 1,467$.

1. On sait d'ailleurs les difficultés que l'on rencontre pour exprimer le suc sarcoplasmique d'une fibre musculaire, et l'insuffisance de rendement qu'ont à ce point de vue les presses les plus perfectionnées.

Le morceau de muscle, laissé un quart d'heure dans la glycérine, puis égoutté, et appliqué de nouveau contre le prisme, donne :

$$N_D = 1,42 \text{ (7).}$$

Biréfringence.

Les indications sommaires précédentes nous montrent les difficultés qu'il peut y avoir à interpréter l'indice total d'un système hétérogène vis-à-vis des indices de ses composants.

Un autre phénomène peut nous amener à la même conclusion : c'est le déséquilibre entre les mesures directes d'indices et les données calculées d'après les valeurs de biréfringence, déséquilibre sur lequel Exner a déjà attiré l'attention.

Lorsque l'objet étudié au réfractomètre Abbe est biréfringent, on obtient nécessairement, sauf pour une direction tout à fait particulière de l'objet, deux limites de pénombre : l'une pour l'indice extraordinaire, l'autre pour l'indice ordinaire. Or, pour les muscles, on n'obtient en général qu'une seule limite, très floue d'ailleurs, quelle que soit la direction des fibres par rapport au plan d'incidence de la lumière.

Dans de rares cas deux limites sont visibles, inégalement imprécises et floues : comme il est matériellement impossible de faire exécuter à la pièce examinée une rotation correcte de 360° au contact du prisme (dans l'Abbe que nous avons tout au moins) et que l'orientation des fibres ne s'obtient que très approximativement, il est impossible de voir s'il y a une variation de la différence de ces deux limites avec la direction, et de la faire passer par un maximum ou un minimum. Mais quoiqu'il en soit, la valeur de cette différence est en général tout à fait hors de proportions avec la différence maxima ($N_g - N_p$) que l'on obtient par les méthodes de la biréfringence qui seront étudiées plus loin.

En voici un exemple :

1° Adducteur postérieur de Moule appliqué contre le réfractomètre :

$$1^\circ \text{ Limite } N_D = 1,35.$$

$$2^\circ \text{ Limite } N_D = 1,38.$$

$$\text{Différence } N'g - N'p = 0,03.$$

2° Mesure de la biréfringence pour un fragment de fibre *du même muscle* retiré du réfractomètre.

$$\text{Différence de marche} \quad \delta = 216 \mu\mu.$$

$$\text{Epaisseur} \quad E = 0,039 \text{ mm.}$$

Viès

Différence $Ng-Np = \frac{\delta}{E} = 0,005.$

Ce désaccord met parfaitement en évidence la nécessité qu'il y a d'être extrêmement prudent dans l'interprétation des indices globaux. L'impossibilité de remonter aux éléments de système fait évidemment perdre beaucoup de son intérêt aux mesures macroscopiques d'indices de muscles ; nous avons besoin de pénétrer davantage dans l'intimité de la fibre. Aussi n'insisterons-nous pas sur les résultats que peut donner cette méthode : nous nous contenterons d'indiquer les valeurs brutes d'indices totaux de quelques muscles obtenues au réfractomètre Abbe. On y verra que ces valeurs sont de l'ordre de celles décrites par Valentin, malgré les différences entre son matériel (vertébrés supérieurs) et le nôtre (invertébrés marins). Nous donnons surtout des muscles lisses pour simplifier relativement le problème en diminuant les hétérogénéités. Pour les cas où plusieurs limites de pénombre étaient simultanément visibles dans le réfractomètre (comme dans les corps biréfringents), la moins nette est indiquée avec un point d'interrogation. Bien entendu, nous faisons les plus expresses réserves sur l'interprétation de ces indices globaux.

ANIMAL	MUSCLE	VALEUR BRUTE DE L'INDICE	OBSERVATIONS
<i>Mytilus edulis</i>	Adducteur postérieur	{ 4,35(0) 4,37(3)	{ Deux limites assez nettes.
	»	4,37	Fibres $\perp$ au plan d'incidence.
	»	4,40	»
	»	4,37	Fibres $//$ au plan d'incidence.
	»	4,35(7)	Direction des fibres incertaine.
	»	4,38	»
<i>Mya arenaria</i>	Adducteur antérieur.	{ 4,401 4,37 ?	{ Fibres $\perp$ au plan d'incidence.
	»	4,36(1)	Fibres $//$ au plan d'incidence.
	»	4,39(5)	Fibres $\perp$ au plan d'incidence.
<i>Anemonia sulcata</i>	Sole.	compris entre 1,36 et 1,38	
<i>Pecten maximus</i>	Portion striée de	4,371	Fibres $//$ au plan d'incidence.
	l'adducteur	4,272	Fibres $\perp$ au plan d'incidence.

CHAPITRE II

Etude des indices des fibres musculaires par la méthode d'immersion

La seconde méthode à laquelle on peut s'adresser pour les mesures d'indices est la méthode d'immersion, couramment employée par les minéralogistes pour la détermination de l'indice des petits fragments de minéraux. Elle consiste à passer l'objet dans une série de liquides d'indices croissants, et à déterminer l'instant où il y a égalité entre l'indice moyen de l'objet et l'indice du liquide ; cette détermination repose sur le fait que les ondes lumineuses franchissent à ce moment sans perturbation la limite de contact entre l'objet et le liquide, le système total passant alors, si l'on peut dire, par un maximum d'homogénéité optique. Divers procédés que nous étudierons plus loin, permettent de reconnaître avec précision ce stade d'égalité.

Cette méthode a des avantages et des inconvénients ; son immense avantage est d'admettre une dissociation des éléments du muscle et de permettre d'étudier des détails intimes de la fibre absolument hors de portée du réfractomètre Abbe (1).

Son emploi cependant soulève un certain nombre de difficultés principalement dans la constitution des séries des liquides ; pour les minéraux, il suffit que ces liquides n'aient pas d'action dissolvante ni chimique sur l'objet. Pour les tissus organisés s'imposent de nouvelles conditions beaucoup plus délicates ; il faut que les liquides soient des solutions aqueuses *sensiblement isotoniques* au tissu, et, si l'on veut opérer sur un objet vivant, qu'elles n'offrent à son égard qu'une médiocre

1. L'objection que l'indice obtenu peut être uniquement celui de la couche superficielle de l'organe (*sarcolemme, etc.*) est facile à écarter. Il suffit de taillader l'organe au scalpel ou au rasoir pour mettre à nu les couches profondes qu'il est facile alors d'étudier directement.

toxicité. Exner, qui l'avait bien compris, opérait avec des « solutions physiologiques » d'albuminoïdes.

La considération d'isotonie est une condition extrêmement grave. Le tissu tendant à se mettre à l'équilibre avec le liquide qui le baigne, son indice subira une variation du fait de l'hypo ou de l'hypertonie de ce médium. De sorte qu'étant données les relations existant entre l'indice de réfraction d'une solution et sa pression osmotique, on peut dire que

l'indice du tissu est fonction des variations d'indice du liquide d'immersion.

Le point *b* (fig. 15 *b*) où se produit l'égalité entre les indices de l'objet N_o et d'un liquide N_L qui n'est pas en équilibre primitif avec lui, a une valeur différente du point *a* où se produirait cette égalité si le système était dès le début en équilibre osmotique. Cette variation est assurément peu gênante lorsque l'opération est effectuée sur de gros fragments de muscle, qu'elle est menée rapidement

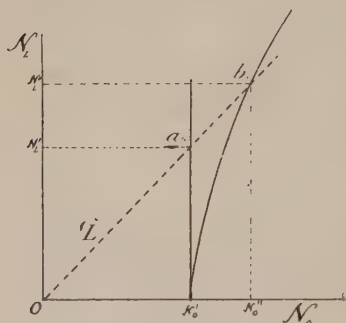


Fig. 15 *b*.

et que l'erreur sur le Δ est minime, elle devient par contre importante lorsque l'objet est très petit, ou que la mesure dépasse une certaine limite de temps. Cette limite d'accommodation évidemment variable est du reste assez restreinte, et pour des cils vibratiles elle peut tomber, si la différence de Δ est appréciable, à *quelques minutes à peine*; la chose n'est donc point négligeable.

L'erreur qui peut résulter de ces variations pour l'évaluation de l'indice de l'objet, erreur que nous tenterons de calculer plus loin, est assez difficile à *fixer a priori*, mais son existence suffit à rendre extrêmement problématique l'emploi de quatrième décimales.

La recherche de la constitution de liquides d'indices donnés et de Δ connus, problème de physique pure, sera traité isolément dans un des chapitres suivants. Nous utiliserons ici directement, sans autres explications, des liquides préparés suivant les données théoriques de ce chapitre.

Un dernier point nous reste à examiner pour pouvoir appliquer la méthode d'immersion : ce sont les procédés optiques permettant de préciser l'égalité d'indices entre le liquide et l'objet.

Détermination de l'égalité d'indices entre l'objet et le liquide (1).

Au moment où l'indice du liquide est égal à celui de l'objet, les ondes lumineuses traversent la zone de contact des deux corps avec un minimum de perturbations. En particulier les phénomènes de réflexion et de réfraction disparaissent à la surface de l'objet, et le procédé classique pour déterminer l'égalité d'indices entre l'objet et le liquide consiste à repérer le moment où, de ce fait, l'objet devient invisible au sein du liquide. Malheureusement ce procédé n'est guère applicable que dans des cas exceptionnels. Dès que les pouvoirs dispersifs de l'objet et du liquide ne sont pas identiques, ou bien que l'un ou l'autre est coloré, l'objet ne disparaît plus dans le liquide au moment de l'égalité d'indices, et l'on en est réduit à chercher *un minimum de visibilité* de ses contours; cette opération est fort aléatoire et nécessite de nombreux tâtonnements. Aussi les auteurs se sont-ils ingéniés à trouver des procédés permettant de diagnostiquer cette égalité d'indices sans faire appel à la notion d'invisibilité.

Méthode de Maschke.

Un des premiers, Maschke (1880) signale un procédé fort intéressant, mais qui malheureusement n'est guère plus général que la méthode d'invisibilité. Maschke remarqua que lorsqu'on fait varier d'une manière continue l'indice du liquide où est immergé un objet transparent et incolore, *les parties sombres* de celui-ci se nuancent d'une série de teintes assez constantes :

bleu grisâtre → bleu → bleu clair → blanc.

Inversement les parties claires se colorent en :

jaune → orangé → brun jaunâtre.

L'égalité d'indices entre le liquide et l'objet correspondrait précisément au moment où la teinte orangée devient brunâtre. Les colorations sont plus vives lorsqu'on met un écran opaque au centre de l'objectif, ne laissant passer que les rayons marginaux. Il s'agit très

1. Nous croyons nécessaire de développer spécialement ce point dont diverses indications seront utilisées dans les chapitres suivants (lumière polarisée, etc.).

probablement là d'un phénomène d'aberration chromatique déterminé par l'objet.

Maschke employait comme liquides d'immersion des mélanges d'eau et de glycérine, ou d'huiles d'amanes et de cassia ; il pensait pouvoir atteindre la deuxième décimale de l'indice.

On peut faire à la méthode de Maschke la même objection qu'à la méthode d'invisibilité, les moindres variations de dispersion ou d'absorption doivent la rendre impraticable. Avec un objet qui ne serait point incolore, les teintes risqueraient de devenir fort différentes de celles qu'indique l'auteur. Cette méthode qui peut être utile dans des cas particuliers, manque donc également de généralisation.

Méthodes de pénombre, procédé Schröder van der Kolk.

Un groupe de techniques beaucoup plus importantes est fondé sur les déplacements des zones de pénombre.

Lorsqu'on examine dans une préparation au microscope, avec un faisceau lumineux centré, la limite de contact d'une substance transparente A incluse dans une autre B d'indice différent, on aperçoit cette limite sous la forme d'une mince ligne de contour obscure plus ou moins nette.

Si l'on remplace le faisceau lumineux centré par un faisceau oblique, on constate que la ligne s'étale dans le corps A sous forme d'une petite

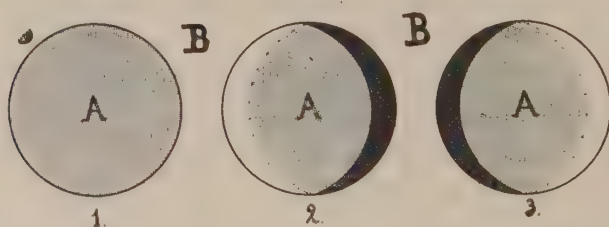


Fig. 46. -- Limite du contact des deux substances d'indices différents.
1° Lumière centrée; 2° Lumière oblique $N_A < N_B$; 3° Même lumière, $N_A > N_B$.

frange de pénombre ; mais cet étalement ne se produit que sur *un seul côté* du corps A (nous verrons tout à l'heure sur lequel) ; l'autre côté paraît le plus souvent au contraire plus clair, plus lumineux que précé-

demment. Les choses restant en l'état, c'est-à-dire *la direction de l'éclairage restant constante* ainsi que la hauteur de la mise au point du microscope et la position de la limite des deux corps, lorsque l'on fait varier l'indice de réfraction de l'un des corps B depuis une valeur plus petite que l'indice de l'autre corps A jusqu'à une valeur plus grande, on s'aperçoit que la petite frange de pénombre changé de côté dans le corps A par rapport à la limite de séparation *à partir du moment précis où les deux indices passent par l'égalité* (fig. 16).

Tant que l'indice $N_A < N_B$ la zone de pénombre est par exemple, dans le côté droit du corps A, dès que N_B devient $> N_A$ cette zone obscure passe dans le côté gauche de A, tandis que l'ancienne zone lumineuse gauche de A, s'il en avait, passe à droite ou disparaît. — *Il y a inversion des zones de pénombre et de lumière dans l'objet A.*

Ce fait extrêmement important et que nous étudierons plus loin en

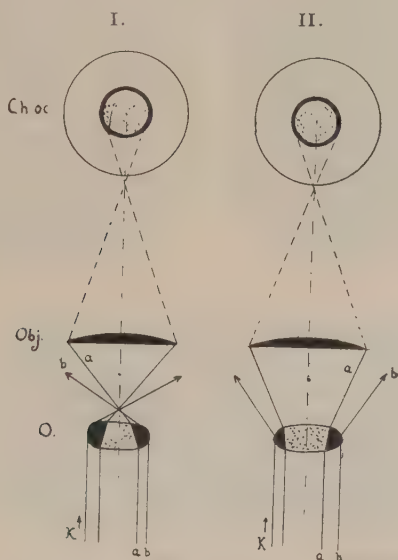


Fig. 17. — Schéma du phénomène Schröder dans le cas d'un objet o d'indice n plongé dans un milieu n' . L'objectif du microscope $obj.$ est représenté par sa lentille frontale, et le champ oculaire $ch. oc.$ est supposé rabattu sur le plan du tableau.

K direction de la lumière incidente centrée. I. $n > n'$. II. $n < n'$.

détail, permet de déterminer avec une précision assez grande l'égalité

d'indices des deux substances en contact; et en particulier d'un corps et de son médium d'immersion. On conçoit donc tout son intérêt vis-à-vis de la mesure des indices.

Une théorie élémentaire de ce phénomène a été donnée par Duparc et Pearce (1908).

Le contour obscur d'un objet transparent immergé dans un liquide d'indice différent du sien, et éclairé par des rayons lumineux centrés sur l'axe optique du microscope, résulte de ce que les bords de l'objet agissent *grosso modo* sur les faisceaux lumineux comme un système optique convergent ou divergent (*convergent* si l'objet est plus réfringent que le liquide, *divergent* s'il l'est moins); et de ce que la portion extrême des rayons marginaux issus des bords de l'objet ne peut pas pénétrer dans l'objectif, parce qu'elle *converge trop* (dans le premier cas (fig. 17, I) ou *diverge trop* (dans le second cas fig. 17, II). D'où une région obscure correspondant à ces rayons éliminés du champ de l'objectif.

Si, au lieu d'éclairer l'objet par de la lumière centrée, nous l'éclairons par de la lumière oblique, nous allons, en faisant ainsi basculer

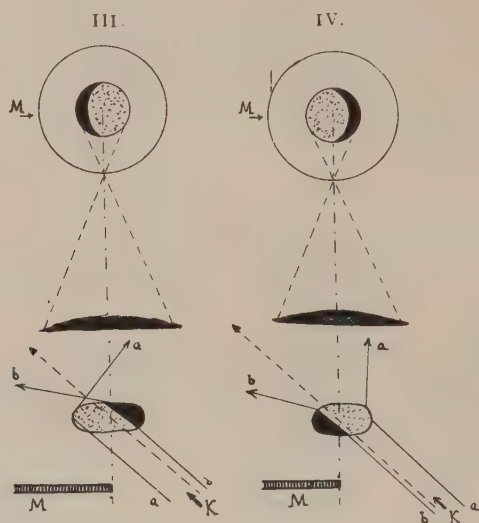


Fig. 18. — Même phénomène lumière oblique.

III. $n > n'$; IV. $n < n'$; M, diaphragme ; K. lumière incidente
objet > liquide

tout le système de rayons lumineux par rapport à l'axe du microscope, récupérer dans l'objectif, d'un côté de l'objet, une partie des rayons

précédemment éliminés ; et de l'autre côté de l'objet au contraire, augmenter la portion éliminée. La mince bordure noire qui entourait l'objet uniformément dans le cas de la lumière centrée va être remplacée par une zone obscure plus large, unilatérale, empiétant d'autant plus sur l'objet que la lumière sera plus oblique.

Le faisceau marginal récupéré (fig. 18) sera pour le système *convergent*



Fig. 49. — Phénomène Schröder.

En haut : fragments de verre ($n = 1,52$) dans 1,60 et 1,33, diaphragme venant de la gauche (il faut noter que l'image obtenue sur la plaque microphotographique est *droite* par rapport à l'objet, et non inversée comme celle observée directement à l'oculaire).

En bas, phénomène Schröder sur des fibres musculaires plongées dans un liquide d'indice inférieur, diaphragme venant du bas.

le faisceaux de rayons issus du *côté opposé* à celui d'où vient la lumière,

dans le cas de la divergence ce sera au contraire le faisceau issu du côté de la lumière incidente qui sera récupéré. Nous aurons donc, en lumière oblique, dans le premier cas (objet plus réfringent que le liquide agissant comme convergent) une zone obscure occupant seulement le bord de l'objet *du côté d'où vient la lumière*; dans le second cas (objet moins réfringent, donc divergent) la zone obscure sera du côté opposé à celui d'où vient la lumière.

Les indications pratiques qui résultent de ces considérations sont très simples; on peut facilement produire l'éclairage oblique en glissant sous la platine du microscope une feuille de carton qui intercepte la moitié du faisceau incident, ou même, plus simplement, en promenant le bout du doigt entre la source et le miroir du microscope (Schröder van der Kolk, 1892). En tenant compte du renversement des images produit par le microscope, on peut énoncer les deux règles ci-dessous :

1° L'objet est plus réfringent que le liquide si la bordure d'ombre apparaît dans l'objet du côté où l'on introduit le diaphragme.

2° L'objet est moins réfringent que le liquide si l'ombre apparaît dans l'objet du côté opposé à celui où l'on introduit le diaphragme.

Il suffit donc, pour déterminer l'égalité d'indices entre les liquides et l'objet, d'observer en lumière oblique le moment où la zone d'ombre passe d'un côté de l'objet à l'autre. Ce procédé, extrêmement utile, permet d'avoir des renseignements, *même si l'objet ou le liquide sont colorés*. La détermination peut être faite, par un observateur exercé, de façon à obtenir la 3^e décimale et même quelquefois une approximation sur la 4^e; c'est dire que le procédé est assez précis.

Indications pratiques — Voici quelques indications pratiques pour l'emploi du procédé Schröder.

On doit opérer cette mesure en lumière naturelle convergente (polariseur enlevé si l'on se sert d'un microscope polarisant) de préférence la lumière du jour, ou la lumière d'un arc diffusée par un écran en verre dépoli; lumière blanche ou monochromatisée, bien entendu, suivant la précision recherchée.

Il est bon de supprimer le condensateur, celui-ci pouvant introduire des causes d'erreurs assez gênantes : il est le plus souvent impossible, par suite de la construction même des microscopes, de glisser la feuille de carton servant de diaphragme entre le condensateur et la platine. Si, d'autre part, on la glisse en dessous du condensateur (entre le miroir et celui-ci) on est forcé de tenir compte très rigoureusement de la position du foyer du condensateur par rapport à la préparation. En effet on conçoit facilement que, par suite du croisement des rayons lumineux à ce foyer, l'ombre du diaphragme sur la préparation s'inversera suivant que cette préparation se trouvera dans la nappe du cône lumineux située *entre* le condensateur et son foyer, ou dans la nappe située *au delà* de ce foyer (fig. 20).

Une telle disposition nécessite l'immobilisation du condensateur dans une position nettement repérée. Il est plus simple pour éviter toute incertitude

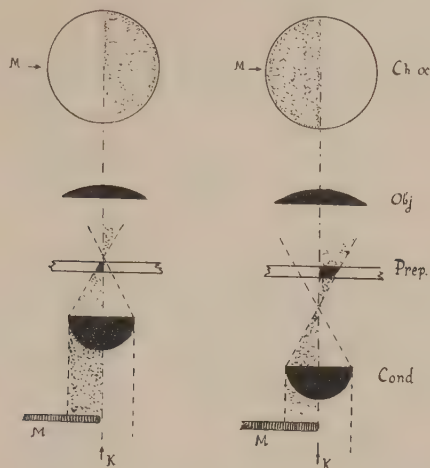


Fig. 20. — Action du condensateur sur le phénomène Schröder.

- 1^o Diaphragme *M* sous le condensateur *Cond.*, le foyer de celui-ci étant au-dessus de la préparation ; l'ombre sur la préparation est du même côté que le diaphragme.
- 2^o Diaphragme sous le condensateur, le foyer de celui-ci étant au-dessous de la préparation ; l'ombre sur la préparation est du côté opposé au diaphragme. *Obj.*, objectif ; *ch. oc.*, champ oculaire rabattu ; *Prép.*, préparation.

d'enlever le condensateur. Je recommanderai pour ces mesures, l'emploi d'objectifs faibles (par exemple, un n° 3 de Nacet) : les zones de pénombre sont beaucoup plus nettes. Quelques constructeurs fournissent pour le Schröder des diaphragmes spéciaux coulissant dans une douille de la monture du condensateur. A la rigueur, un simple carton tenu à la main est suffisant dans la plupart des cas ; il est très facile en outre à chacun de fabriquer un diaphragme rotatif, analogue à celui que représente la figure 21 par exemple : il est composé d'un des valets *V* du microscope pouvant pivoter dans son trou, et à l'extrémité duquel est reliée par un fil métallique courbe *f*, une lame de zinc *Z* glissant sous la platine *Pl.* Tout le système tourne par une simple pression du doigt sur le valet, autour de l'axe de celui-ci. L'avantage d'un pareil diaphragme est qu'on peut régler sa hauteur une fois pour toutes, et qu'il peut s'employer indifféremment sur les deux côtés de l'objet.

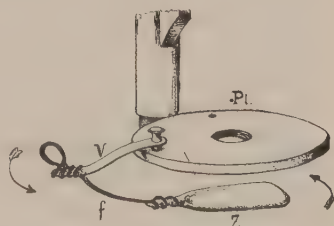


Fig. 21. — Diaphragme pour le Schröder.

Au lieu d'intercepter, comme dans les expériences précédentes, une moitié du cône lumineux allant du miroir à la préparation, c'est à-dire

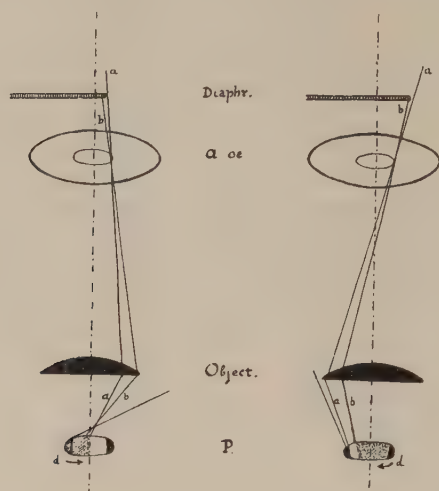


Fig. 22. — Schéma du phénomène Schröder, le diaphragme étant au niveau de la pupille d'émergence.

- 1° Objet fonctionnant comme convergent ($n > n'$) ; le diaphragme *Diaphr.* intercepte les rayons marginaux tels que *b* issus de l'objet et augmente la pénombre du côté *d* ;
- 2° Objet fonctionnant comme divergent ($n < n'$) ; le diaphragme intercepte les rayons marginaux tels que *b* issus de l'objet et augmente la pénombre du côté *d* ; *a.oc.*, anneau oculaire ; *P*, préparation.

le faisceau incident, il est évident qu'on peut intercepter avec un résultat analogue une moitié du cône d'émergence (fig. 22).

C'est la base de la méthode employée par Exner (1887) antérieurement aux indications données par Schröder. Le microréfractomètre d'Exner est fondamentalement un diaphragme mobile placé au niveau de la pupille d'émergence du microscope (au-dessus de l'oculaire) et pouvant masquer une partie du faisceau émergent.

Ce dispositif est réalisé au moyen d'une douille s'emboîtant au-dessus de l'oculaire du microscope, et portant un diaphragme asymétrique mobile sous l'effet d'un bouton de serrage ; on réalise la coïncidence du diaphragme avec la pupille d'émergence en relevant plus ou moins la douille jusqu'à la disparition du cercle coloré qui limite les bords du champ : en somme, en cherchant la position du maximum achromatique qui est une des caractéristiques de la pupille d'émergence.

A la rigueur, et en se basant sur le raisonnement précédent, il nous a été possible d'observer le phénomène Schröder sans aucun diaphragme mobile. Il suffit d'incliner l'œil, au niveau de l'oculaire, de façon à ce qu'il ne reçoive plus les rayons centraux, mais uniquement les faisceaux marginaux d'un seul côté.

C'est, simplifié mais moins commode, le procédé Exner, la théorie en est la même. Il y a élimination dans l'un et l'autre cas, d'une partie des faisceaux marginaux

Méthode des franges de Becke (1)

La méthode Schröder est fondée sur les modifications du contour de l'objet lorsque l'on rend la lumière oblique : une autre méthode décrite pour la première fois par Becke, est basée sur les modifications de ce même contour lorsque l'on change la position du plan focal antérieur du microscope, c'est-à-dire lorsqu'on fait varier la mise au point de cet instrument (2).

Quand, après avoir mis au point la limite de séparation des deux corps d'indices différents, on dérègle légèrement cette mise au point, on constate qu'il se forme une frange lumineuse bordant la région du contour, et d'autant plus large que la mise au point est plus dérégulée. Cette frange blanche apparaît, si la mise au point est faite *au-dessus* de l'objet (c'est-à-dire si le tube du microscope est relevé), du côté du corps le *plus réfringent* ; au contraire, si la mise au point est *au-dessous* de l'objet, la frange se trouve du côté du corps le moins réfringent. (Pl. III, 1).

La frange blanche de Becke est nettement visible en lumière centrée, convergente, et de préférence avec un objectif à foyer court. A mesure que la mise au point se dérègle, la frange diminue bien entendu d'intensité, et devient de moins en moins visible.

On conçoit l'intérêt de cette remarque pour la mesure des indices par immersion : au passage par l'égalité d'indices entre la pièce et le

1. Un cas particulier de ces phénomènes a été inscrit avec force détails bien avant le travail de Becke : c'est l'aspect des bulles d'air dans les préparations, aspect dont les modifications avec la mise au point ont préoccupé depuis longtemps les micrographes.

Je renvoie sans insister aux descriptions de Dujardin, *Traité du microscope*; de Ranvier, *Traité*; de Nægeli et Schwendener, *Das Mikroskop*, et à l'excellent chapitre de Carnoy dans sa *Cytologie générale* : on y verra un résumé des ébauches d'explications théoriques de ces aspects basées sur la réfraction, la réflexion totale ou même la diffraction.

2 Cf. Duparc et Pearce, *Traité*.

médium, la *frange disparaîtra, pour reparaitre* ensuite sur le bord opposé de la limite de séparation.

La théorie de la frange de Becke s'appuie sur les phénomènes de réflexion totale.

Une partie des rayons convergents envoyés par le condensateur sur la surface de séparation OB (fig. 23) subit la réflexion totale sur cette sur-

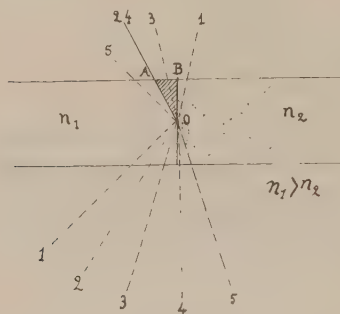


Fig. 23.

Répartition des divers pinceaux lumineux 1, 2, 3... atteignant sous des incidences variables, la limite de deux milieux d'indices différents ($n_1 > n_2$).

face; or, l'angle AOB qui contient les pinceaux lumineux réfléchis totalement (et qui représente le complément de la limite de réflexion totale pour le corps considéré) est situé entièrement du côté le plus réfringent de la limite, les rayons ayant pénétré par le corps le moins réfringent ne subissant pas de réflexion totale sur la surface OB. L'angle AOB contiendra donc, outre les pinceaux qui lui parviennent directement du condensateur, tous ceux tels que 2 et 3 (fig. 23) qui n'auront pas pu pénétrer dans le milieu n_2 ; l'intensité lumineuse de cette région AOB

sera donc supérieure à celle du reste de la préparation, et en particulier, comme il est facile de le montrer en étudiant la répartition des divers faisceaux lumineux composant le cône de lumière convergente, le bord OA sera la région la plus lumineuse : c'est à ce niveau qu'arrivent également les rayons tels que 4 ayant atteint la limite OB dans le corps n_2 sous l'incidence rasante.

En relevant la mise au point du microscope, le plan focal de celui-ci découpe dans le dièdre AOB des sections de plus en plus grandes : d'où l'élargissement asymétrique de la frange à l'intérieur du corps le plus réfringent.

Il ressort de la théorie élémentaire qu'au lieu de lumière centrée, on peut employer pour le phénomène de Becke de la lumière oblique (Duparc et Pearce) tout comme pour le Schröder ; la frange y gagne en netteté dans beaucoup de cas ; à ce propos, toutes les considérations indiquées plus haut pour le Schröder peuvent être répétées ici : emploi du diagramme mobile sous la platine ou à la pupille d'émergence ; rapports entre le côté de la frange lumineuse et le côté d'introduction du diaphragme (fig. 24), etc.

En tenant compte du renversement des images, on déduit facilement de la théorie une indication analogue à celle du cas précédent :

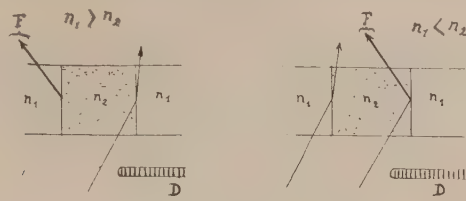


Fig. 24. — Frange de Becke en lumière oblique.

F , frange ; D , diaphragme ; n_1 , n_2 , indices des corps en présence.

L'objet est plus réfringent que le liquide si la frange de Becke supérieure apparaît au côté de l'objet opposé à celui où l'on introduit le diaphragme, et inversement.

Mesures d'indices de quelques fibres musculaires par la méthode d'immersion (1).

1^o Liquide d'immersion : solution de blanc d'œuf ramenée à $\Delta = 2,08$ d'indice maximum $n_L = 1,402$. Les indices inférieurs à n_L sont obtenus par mélange avec de l'eau de mer.

a) Portion striée de l'adducteur de Pecten maximus :

Indice mesuré : $1,40$ (2) $> n > 1,40$ (6).

Un fragment du même muscle, examiné au réfractomètre Abbe, donne :

1^o Fibres // au plan d'incidence. . . . $n' = 1,371$

2^o Fibres $\perp$ au plan d'incidence. . . . $n'' = 1,372$

L'indice par immersion est donc nettement supérieur : l'indice élémentaire de la fibre, comme nous l'avons dit plus haut, n'est donc pas seul à intervenir dans l'indice global du bloc musculaire.

b) Portion lisse du même adducteur : les fibres, par immersion, se montrent nettement supérieures à l'indice maximum $1,402$ du liquide.

1. Les liquides d'immersion ont été composés d'après les considérations théoriques établies dans le chapitre suivant. Les mesures d'indices des liquides ont été prises à l'Abbe pour $N_{ap} = 589$; celles des muscles, en lumière blanche (arc au charbon) simultanément au moyen des phénomènes Schröder et Becke.

c) Des muscles striés de pattes de Crangon, Pagurus, se montrent également nettement supérieurs à 1,402, limite supérieure du liquide.

2° Liquide d'immersion : solution de blanc d'œuf de $n_L = 1,406$. Le Δ , obtenu par interpolation, est 2,2 (5) : il y aura donc erreur par excès de $d\Delta = 0,10$ environ, d'où une zone d'incertitude probable sur l'indice de $dn = 0,002$ au plus (d'après les formules d'erreurs établies plus loin). Indices inférieurs à n_L obtenus par mélanges d'eau de mer.

Paracentrotus lividus :

a) Vertical du compas :

$$1,40 \text{ (6)} > n > 1,40 \text{ (5)}.$$

b) Rétracteur de la pyramide :

$$1,401 > n > 1,399.$$

c) Transverse des compas :

$$1,401 > n > 1,398.$$

Ces trois muscles appartiennent au même individu.

3° Liquide d'immersion : solution de blanc d'œuf de $n_L = 1,405$. Δ interpolé = 2,2 (5). Erreur par excès $d\Delta = 0,10$ environ : inexactitude sur l'indice $dn = 0,002$ au plus.

Pecten maximus, adducteur :

a) portion striée :

$$1,401 > n > 1,399. \text{ — Moyenne } 1,400.$$

b) portion lisse : L'indice se montre nettement supérieur à 1,405, indice maximum du liquide pour ce Δ . Le fragment de fibres, plongé dans une solution plus concentrée ($n_L = 1,416$) se montre encore supérieur, mais ici, en raison de l'hypertonie assez forte (Δ interpolé = 2,7 environ) il y a une grande incertitude sur la mesure.

Il est à remarquer que dans les deux échantillons de *Pecten* que nous avons étudiés, l'indice de la portion lisse s'est montré supérieur à celui de la portion striée. Ce fait est peut être à rapprocher de celui signalé par Panella (1906) pour la cryoscopie des muscles des oiseaux : dans un même individu, la concentration moléculaire serait plus grande dans les muscles lisses que dans les muscles striés. Nous nous trouvons ici probablement en présence d'un phénomène analogue se traduisant dans les propriétés optiques selon les relations que nous établissons dans la partie théorique de ce travail.

4° Liquide de mêmes caractéristiques que le précédent.

Crangon vulgaris :

a) Fléchisseurs abdominaux :

$$n = 1,401.$$

b) Fléchisseurs de la pince :

$$1,382 > n > 1,383.$$

c) Le fléchisseur de l'autre pince donne :

$$1,379 > n > 1,371.$$

Je n'ai pas trouvé jusqu'ici d'explication plausible à la faiblesse de ces indices de la pince vis-à-vis de ceux de l'abdomen. Peut-être faut-il voir là une traduction, dans la somme des hétérogénéités qui interviennent dans l'indice de la fibre, des différences de striation entre les deux sortes de muscles : les fibres de la pince ont en effet des stries beaucoup plus larges que les fibres abdominales, et l'intervention des différentes stries dans l'indice global peut ne pas être identique dans les deux cas. Cependant les différences indiquées par Exner pour un cas analogue (muscles des pattes et muscles thoraciques de l'Hydrophile) sont bien inférieures.

Résumé des mesures précédentes :

PARACENTROTUS LIVIDUS	{	Vertical du compas	= 1,405
		Rétracteur de la pyramide	= 1,400
		Transverse du compas	= 1,399
PECTEN MAXIMUS	I	(1) Portion striée de l'adducteur .	= 1,400
		(2) Portion lisse de l'adducteur .	> 1,402
	II	(1) Portion striée de l'adducteur .	= 1,400
		(2) Portion lisse de l'adducteur .	> 1,416?
CRANGON VULGARIS	{	Fléchisseurs abdominaux	= 1,401
		(1) Fléchisseurs de la pince . . .	= 1,382
		(2) Fléchisseurs de la pince . . .	= 1,375?

Malgré le petit nombre de mesures effectuées — petit nombre résultant de la longueur de la technique — quelques remarques peuvent être faites :

1° Si l'on compare les indices de nos échantillons (animaux marins) à ceux d'Exner (Hydrophile), on constate qu'ils présentent un écart moyen sensible (1,40 et 1,36). Il est probable qu'il n'y a là qu'une simple expression des différences osmotiques entre ces deux matériels, les Δ des muscles et du milieu intérieur des invertébrés marins étant généralement supérieurs à ceux des invertébrés terrestres : la valeur

des écarts $\frac{dn}{d\Delta}$ cadre avec ce que l'on pourrait calculer par les formules de variations que nous établissons plus loin.

2° L'indice global du muscle est inférieur à l'indice des fibres élémentaires : il intervient donc dans cet indice global d'autres facteurs que les fibres. Nous avons attiré plus haut l'attention sur le rôle des liquides interstitiels dans de telles mesures.

CHAPITRE III

Considérations générales sur divers problèmes théoriques relatifs aux indices de réfraction et intéressant la physique cytologique.

Relations entre l'indice n d'une solution et son abaissement cryoscopique Δ .

Ce problème est intéressant à deux points de vue :

1° Pour pouvoir préparer des liquides isotoniques à un tissu frais tels qu'ils puissent servir à la mesure de son indice de réfraction par une méthode d'immersion :

2° Pour pouvoir se rendre compte des modifications d'indices corrélatives, dans un tissu, de modifications osmotiques et réciproquement.

Relations entre n et Δ .

I. En admettant la loi de *Gladstone*, et l'additivité des propriétés dans les solutions (1), on peut écrire que la constante de Gladstone d'une solution est égale à la somme proportionnelle des constantes de Gladstone du solvant et du corps dissous; si n et D sont l'indice et la densité

1. Cette admission n'est évidemment pas absolument rigoureuse (voir Che-neveau, Thèse) mais l'approximation est très suffisante pour les usages courants, où il est même inutile, le plus souvent d'employer la constante de Lorentz au lieu de la constante de Gladstone.

de la solution, n_1 et D_1 ceux du corps dissous, n_2 et D_2 ceux du solvant, p le poids du corps dissous dans un poids P de solution, on a :

$$\underbrace{\frac{n-1}{D}}_{\text{solution}} = \underbrace{\frac{n_1-1}{D_1} \cdot \frac{p}{P}}_{\text{corps dissous}} + \underbrace{\frac{n_2-1}{D_2} \cdot \frac{P-p}{P}}_{\text{solvant}} \quad (I)$$

II. D'autre part, d'après la formule de *Hagen*, on sait que la réfraction moléculaire d'un corps (ou la somme de ses réfractions atomiques) est précisément égale au produit de la constante de *Gladstone* de ce corps par son poids moléculaire :

$$\frac{n_1-1}{D_1} M = \Sigma R_\alpha \quad \begin{array}{l} M = \text{poids moléculaire.} \\ \Sigma R_\alpha = \text{somme des réfractions atomiques.} \end{array}$$

En reportant dans l'équation précédente, et en posant $\frac{n_2-1}{D_2} = \gamma$ constante du solvant que l'on peut déterminer une fois pour toutes, on a :

$$\underbrace{\frac{n-1}{D}}_{\text{solution}} = \underbrace{\frac{\Sigma R_\alpha}{M} \cdot \frac{p}{P}}_{\text{corps dissous}} + \underbrace{\frac{P-p}{P} \gamma}_{\text{solvant}} \quad (II)$$

III. On peut tenter de transformer la densité et les poids en fonction de la concentration de la solution :

La densité

$$D = \frac{P}{V}$$

P étant le poids total de la solution et V son volume. Le problème peut alors se calculer suivant deux approximations : dans la première qui ne peut évidemment s'appliquer qu'aux *solutions diluées*, on supposera que la variation du volume du fait de la dissolution est négligeable. Dans la seconde approximation plus précise, plus générale mais plus compliquée, on tentera d'expliciter l'expression $D = f(c)$.

Première approximation. — On a :

$$D = \frac{P}{V} = \frac{P}{u} \quad (u = \text{volume du solvant}),$$

d'où :

$$D = \frac{P}{P-p}$$

En portant dans l'équation (II) il vient :

$$(n-1) \frac{P-p}{P} = \frac{\Sigma R_{\alpha}}{M} \frac{p}{P} = \frac{P-p}{P} \gamma$$

ou :

$$n = \frac{p}{P-p} \frac{\Sigma R_{\alpha}}{M} + \gamma + 1. \quad (III)$$

IV. La concentration est le rapport du poids du corps dissous au poids du solvant :

$$c = \frac{p}{P-p}.$$

En substituant dans l'équation (III) on obtient :

$$n = c \frac{\Sigma R_{\alpha}}{M} + \gamma + 1. \quad (IV)$$

V. On peut enfin introduire l'abaissement cryoscopique Δ de la solution, comme expression de sa tonicité (1).

On sait que :

$$c = \frac{p}{P-p} = \frac{M_{\Delta}}{1870} \quad \left\{ \begin{array}{l} 1870 = B = \text{abaissement} \\ \text{moléculaire de l'eau ser-} \\ \text{vant de solvant.} \end{array} \right.$$

Il vient donc, en transportant dans l'équation IV, cette expression très remarquable :

$$n = \frac{\Delta}{1870} \Sigma R_{\alpha} + (\gamma + 1).$$

n , indice de la solution. Δ , abaissement cryosco- pique de la solution. ΣR_{α} , somme des réfractions atomiques des corps dissous (constantes de Hagen). γ = constante de Gladstone du solvant.	}	Cette équation peut s'écrire pour les solutions aqueuses, en remarquant que $(\gamma + 1)$ est alors précisément égal à l'indice de l'eau n_0 (en effet $\gamma = \frac{n_0 - 1}{D_0}$ et $D_0 = 1$), $n = \underbrace{\frac{\Delta}{1870} \Sigma R_{\alpha}}_{\text{solution}} + \underbrace{n_0}_{\text{solvant}}$
--	---	--

Le tableau suivant donne les principales constantes de réfraction

1. Il s'agit dans tout ce calcul, bien entendu, de solutions vraies et non de solutions colloïdales, pour lesquelles il n'y a pas de rapport net entre le poids moléculaire et le Δ . Il sera question de celles-ci plus loin.

atomique de la formule de Hagen d'après les publications de Hagen (1867) et de Pope (1897) :

H = 1,3	Na = 4,1	NO ³ = 13,47
O = 3	Li = 4,45	SO ⁴ = 17,04
C = 5	K = 7,64	H ² O de cristallisation = 5,7
N = 4,1	Mg = 8,81	
S = 16	Pb = 30,02	OH = 4,3
Cl = 9,8	Zn = 12,40	
Br = 15,3	Cn = 13,52	
I = 26		

Deuxième approximation. — On a supposé dans la première approximation que la variation de volume du fait de la dissolution était négligeable. Elle ne l'est nécessairement que pour les solutions diluées. On peut essayer, pour arriver à une formule plus générale, d'exprimer cette variation de volume.

On a, comme précédemment :

$$D = \frac{p}{V}.$$

V étant le volume total de la solution, on a évidemment :

$$V = u(1 + m).$$

u étant le volume du solvant et m un coefficient. Admettons la loi la plus simple :

$$m = kc$$

(nous indiquerons plus loin les résultats expérimentaux de l'étude du coefficient k).

On a donc :

$$D = \frac{p}{V} = \frac{p}{u(1+kc)} = \frac{p}{P-p} \frac{1}{1+kc}.$$

En portant dans l'équation (II) il vient :

$$(n-1) \frac{P-p}{p} (1+kc) = \frac{\sum R_{\alpha}}{M} \frac{p}{p} + \frac{P-p}{p} \gamma$$

d'où :

$$n = \frac{p}{P-p} \frac{\sum R_{\alpha}}{M} \frac{1}{1+kc} + \gamma \frac{1}{1+kc} + 1 \quad (\text{III}).$$

Ce qui donne le système d'équations suivant :

$$(IV') \quad \left\{ \begin{array}{l} n = \frac{1}{1 + kc} \left(c \frac{\Sigma R_{\alpha}}{M} + \gamma \right) + 1, \\ c = \frac{M\Delta}{1870}. \end{array} \right.$$

La réduction sans grand intérêt pratique d'ailleurs de ces deux équations à une seule fournit l'expression :

$$n = \frac{\frac{\Sigma R_{\alpha}}{1870} + kM}{\frac{\Delta}{1870} + kM} + \frac{\gamma}{1 + k \frac{M\Delta}{1870}} + 1.$$

On voit immédiatement d'après l'équation IV' que lorsque c devient petit et négligeable, on obtient la formule de première approximation :

$$n = \frac{\Delta}{1870} \Sigma R_{\alpha} + \gamma + 1.$$

Etude du coefficient k .

Il peut être intéressant de chercher à préciser le coefficient k , indispensable d'ailleurs pour l'application pratique de nos formules. Nous l'étudions ici dans deux cas d'usage courant : des solutions de sucres divers (glucose, saccharose, raffinose), et des solutions d'albumine (ovalbumine).

Ce coefficient k pourrait s'étudier au moyen de mesures de volumes par la formule qui nous a servi à l'introduire :

$$V = u(1 + kc) \quad \left\{ \begin{array}{l} V \text{ volume total de la solution,} \\ u \text{ volume du solvant,} \\ c \text{ concentration.} \end{array} \right.$$

Il est plus intéressant au point de vue pratique de le déduire de la formule IV en mesurant pour une série de solutions de sucres l'indice de réfraction et la concentration ; je rappelle qu'on a :

$$n = \frac{1}{1 + kc} \left(c \frac{\Sigma R_{\alpha}}{M} + \gamma \right) + 1.$$

On en tire facilement :

$$k = \frac{1}{c} \left(\frac{\frac{\Sigma R_{\alpha}}{M} c + \gamma}{n - 1} - 1 \right).$$

1° *Sucres*. — Remarquons avant tout que pour la série de sucres $\frac{\Sigma R_{\alpha}}{M}$ est sensiblement une constante, ainsi qu'on pourra s'en rendre compte par le tableau suivant :

<i>Formules de sucres</i>	<i>M</i>	<i>ΣRa</i>	$\frac{\Sigma Ra}{M}$
Arabinose. . . C ⁵ H ¹⁰ O ⁵	150	53	0,35 (3)
Glucose . . . C ⁶ H ¹² O ⁶	180	63,6	0,35 (3)
Saccharose . . C ¹² H ²² O ¹¹	342	121,6	0,35 (5)
Raffinose. . . C ¹⁸ H ³² O ¹⁶	504	179,6	0,35 (6)
Stachyose. . . C ²⁴ H ⁴⁴ O ²²	684	243	0,35 (5)

Voici une série de mesures effectuées sur les indices de réfraction (à l'Abbe) et les concentrations de solutions de saccharose, avec le coefficient k déduit de ces mesures d'après la formule précédente.

Solutions de saccharose.

<i>Concentration</i> <i>p gr. sucre par 100 gr. eau</i>	<i>Indice</i> <i>N_D</i>	<i>Coefficient k</i> <i>calculé d'après c et N</i>
<i>p = 200</i>	1,45 (4)	0,6 (4)
50	1,38 (6)	0,6 (4)
35,7	1,37 (3)	0,6 (4)
27,6	1,36 (4)	0,6 (6)
22,8	1,35 (8)	0,6 (8)
19,4	1,35 (3)	0,7 (1)
13,8	1,34 (8)	0,7 (0)
10,8	1,34 (4)	0,7 (2)
1,08	1,33 (3)	1,0

On peut remarquer en outre qu'à la limite inférieure lorsque c tend vers 0 et que la solution est très diluée, ($n-1$) tend vers γ de sorte qu'on peut écrire :

$$\text{Lim } (k) = \frac{1}{c} \left(\frac{\frac{\Sigma R_{\alpha}}{M} c}{\gamma} + \frac{\gamma}{\gamma} - 1 \right) = \frac{1}{\gamma} \frac{\Sigma R_{\alpha}}{M} = 1,0 \quad [A (1)].$$

1. Pour lever l'indétermination $\frac{1}{c} \left(\frac{\gamma}{\gamma} - 1 \right)$ qui tend vers ∞ multiplié

Cette limite est évidemment la même pour tous les sucres dont la constante de Gladstone est 0,35.

La limite supérieure de k s'obtient lorsque la concentration devient extrêmement grande et que l'indice tend vers celui du sucre solide, on a alors :

$$\text{Lim}(k) = \frac{\Sigma R_{\alpha}}{M(n-1)}, \quad [B(1)].$$

Les termes en $\frac{1}{c}$ devenant négligeables, n étant alors l'indice du sucre solide. Pour $n = 1,55$ environ (le saccharose cristallisé étant biréfringent) :

$$\text{Lim}(k) = \frac{0,35}{0,55} = 0,6(2).$$

On constate donc d'après le tableau ci-dessus que le coefficient k est sensiblement constant (2) pour des concentrations allant de 20/100 environ jusqu'à la saturation (300/100 environ pour le saccharose) et de valeur moyenne égale à 0,6(5). Cette zone supérieure à 20/100 est justement la plus intéressante parce qu'elle renferme les solutions normales (3).

par zéro, il suffit de prendre la formule IV' ; quand $c = 0$, n a une valeur finie et déterminée, $\frac{\gamma}{1+kc}$ doit donc en avoir une ; quand $c = 0$, k ne peut pas être ∞ .

1. L'intérêt de cette formule B est de pouvoir approximativement déterminer la valeur de k d'après des données empruntées au corps solide uniquement. Nous reviendrons plus loin sur ce fait.

2. Je ferai remarquer en passant qu'il me paraît inutile de préciser le coefficient k au delà des dixièmes, les constantes de Hagen qui interviennent dans la formule étant elles-mêmes d'une approximation analogue.

3. Il est facile de voir d'autre part que la formule de première approximation, où n'entre pas k présente une erreur par excès sur les valeurs réelles, erreur croissant avec la concentration :

Saccharose.

Valeurs n calculées d'après la			
p gr. 0/0 d'eau	1 ^{re} approximation	n mesuré	Erreur
1,08	1,33	1,33	< 1/100
10,8	1,36	1,34(4)	0,01(6)
13,8	1,37	1,34(8)	0,02(2)
19,4	1,39	1,35(3)	0,03(7)
22,8	1,40	1,35(8)	0,04(2)
27,6	1,42	1,39(4)	0,05(6)

Le coefficient k a-t-il les mêmes valeurs pour d'autres sucres que le saccharose ? L'expérience montre que pour le glucose les écarts sont de l'ordre des erreurs introduites par les coefficients de Hagen, ainsi que l'on pourra voir par le tableau suivant :

Solutions de glucose

p	N_D	k
80	1,40(0)	0,6(7)
50	1,38(3)	0,6(5)
35,7	1,36(7)	0,6(6)
27,6	1,36(1)	0,7(1)
22,8	1,35(9)	0,6(5)
19,4	1,35(2)	0,7(1)
13,8	1,34(5)	0,7(5)
10,8	1,34(3)	0,7(5)
1,08	1,33(8)	1,0
0,10	1,33(3)	1,0
→ 0	→ 1,33	→ 1,0 (limite calculée)

k aurait donc ici, pour des concentrations allant de 20/100 environ jusqu'à la saturation (82/100 environ), d'une valeur moyenne de 0,6 correspondant à celle du saccharose. Avec la limite de précision dont nous avons besoin pour les indications que nous attendons de ce calcul, nous pouvons sans imprudence admettre cette valeur commune de 0,6(5). Pour les concentrations plus faibles, l'accord avec les coefficients k du glucose et du saccharose est encore plus net. La courbe du glucose est sensiblement superposable à celle du saccharose.

Il en est de même pour le raffinose :

Cette formule ne peut donc être utile que pour des concentrations inférieure au dixième.

Pour le glucose on aurait de même :

Glucose

p gr. 0/0	n calculé (1 ^{re} approx.)	n réel	Erreur
0,10	1,33	1,33	»
1,08	1,33	1,33	»
10,8	1,36	1,33(8)	0,02(2)
13,8	1,37	1,34(3)	0,02(7)
19,4	1,39	1,35(2)	0,03(8)
22,8	1,40	1,35(9)	0,04(1)

Solutions de raffinose

Concentration : p gr.

(sucre) pour
100 gr. (eau)

N_D (à $+ 16^\circ$)

k

45	1,377	0,66
32	1,367	0,66
20	1,357	0,64
15	1,349	0,70
9	1,339	0,77

II. *Albumine*. — Il n'y a aucun intérêt à introduire ici le calcul du Δ , qui, pour les solutions colloïdales de cette nature est théoriquement extrêmement voisin de zéro (1).

L'équation en $f(c)$ doit donc être seule étudiée :

$$n = \frac{1}{1 + kc} \left(c \frac{\Sigma R\alpha}{M} + \gamma \right) + 1.$$

Le corps employé a été le blanc d'œuf desséché (Poulenc) : on sait qu'il se compose en majeure partie d'ovalbumine, les autres corps (globulines, sels, etc.) y formant un total inférieur au $1/10$. Nous avons préféré employer le produit brut, sans en extraire l'ovalbumine seule, à cause des applications pratiques pour lesquelles le produit brut a plus d'intérêt : il suffit de tenir compte de l'erreur introduite dans les mesures par les corps concomitants.

1° *Valeur de* $\frac{\Sigma R\alpha}{M}$. — La formule brute de l'ovalbumine est approximativement :



ce qui fait un poids moléculaire :

$$M = 5739.$$

Sur la même base :

$$\Sigma R\alpha = 2346,$$

1. En n'envisageant pas, bien entendu, l'abaissement propre produit par les impuretés : celui-ci dépendant des échantillons, ne peut d'ailleurs pas être prévu *a priori*. Il est facile pour un échantillon donné, de construire la courbe du Δ vrai de la solution en fonction de sa concentration totale, d'après deux ou trois mesures cryoscopiques : cette courbe qui raccorde pratiquement le Δ effectif à l'indice calculé, permet d'interpoler le Δ pour une concentration quelconque.

d'où :

$$\frac{\Sigma R\alpha}{M} = 0,4(08).$$

2° *Valeurs de k.* — La valeur de *k* pour notre échantillon était à peu près constante au-dessus d'une concentration de 5/100, et égale à 0,7 environ.

Solution d'albumine

<i>p</i> gr. 0/0 d'eau	<i>N_D</i>	<i>k</i>
—	—	—
100	1,44 (8)	0,7 (7)
20	1,36 (0)	0,7 (5)
9	1,34 (3)	0,7 (7)
5,8	1,34 (1)	0,7 (7)
3	1,33 (6)	0,8 (6)
2	1,33 (5)	0,8 (6)
→ (0)	(1,333)	1, (2) (calculé).

**Variations d'indices corrélatives de variations du Δ .
Erreurs.**

Il peut être intéressant de rechercher quelles variations d'indices peuvent être introduites dans un élément du fait que le médium qui l'entoure lui est hyper ou hypotonique. La chose a en outre l'intérêt pratique de mettre en évidence l'erreur probable qui pourrait résulter, dans une mesure par la méthode d'immersion, d'un défaut d'équilibre osmotique entre l'élément et la solution d'immersion, en admettant bien entendu que l'élément arrive à atteindre vis-à-vis du médium un équilibre osmotique final de mêmes caractéristiques que celui qu'il possédait dans son milieu naturel (1).

1° *Approximation. Solutions très diluées.* — Partons de l'équation de première approximation :

$$n = \frac{\Delta}{1870} \Sigma R\alpha + \gamma + 1.$$

1. Je dis : de mêmes caractéristiques ; c'est qu'en effet, comme l'on sait, le Δ d'un tissu est le plus souvent légèrement supérieur à celui du milieu sanguin qui le baigne ; l'équilibre ne correspond pas à l'égalité.

En différenciant, l'on tire :

$$dn = d\Delta \frac{\Sigma R\alpha}{1870} ,$$

or $\frac{\Sigma R\alpha}{1870}$ pour les sucres par exemple est toujours < 1 et en général, pour ceux que nous aurons l'occasion d'employer, de l'ordre de $1/10$. On a donc :

$$\frac{dn}{d\Delta} = \frac{1}{10} \text{ approximativement.}$$

Pour un écart de 0,01 du Δ on aurait donc approximativement pour les sucres une erreur $dn = 0,001$, de l'ordre de la troisième décimale sur la valeur de l'indice.

2° *Approximation, solutions concentrées.* — Dans les limites où k peut être considéré comme constant :

$$dn \frac{\Sigma R\alpha}{M} d \left(\frac{1}{\frac{1}{c} + k} \right) + \gamma d \left(\frac{1}{kc + 1} \right) = \frac{1}{(kc + 1)^2} \left(\frac{\Sigma R\alpha}{M} - k\gamma \right) dc.$$

L'erreur sera donc fonction de la concentration.

Introduisons le Δ . On a :

$$c = \frac{M\Delta}{1870} ,$$

d'où :

$$\frac{dn}{d\Delta} = \frac{\Sigma R\alpha - Mk\gamma}{1870 \left(k \frac{M\Delta}{1870} + 1 \right)^2} .$$

I. *Sucres.* — A titre d'exemple, pour une solution de saccharose de :

$$\Delta = 20,10,$$

on aurait :

$$\frac{dn}{d\Delta} = \frac{121,6 - 342.0,33.0,65}{1870 \left(0,65 \frac{342.2,10}{1870} + 1 \right)^2} = \frac{49,8}{2861}$$

approximativement $\frac{dn}{d\Delta} = 0,01$; de sorte que pour un écart de 0,01 du Δ , on aurait une erreur de 0,0001 environ sur l'indice, de l'ordre de la quatrième décimale. C'est une limite inférieure.

II. *Albumine*. — Pour les solutions d'albuminoïdes où la presque totalité de l'abaissement cryoscopique est dû aux impuretés salines, etc., il est possible tout de même d'introduire le Δ en posant, non une relation théorique assez contestable, *mais la loi empirique qui relie le Δ effectif de l'échantillon à sa concentration*, soit $\Delta = A c$, la quantité d'impuretés introduite avec l'échantillon sec à dissoudre n'ayant guère de chances de modifier sensiblement ses proportions initiales vis-à-vis de l'albuminoïde, le coefficient A diffère peu d'une constante; on a donc :

$$\frac{dn}{d\Delta} = \frac{1}{A} \frac{1}{\left(k \frac{\Delta}{A} + 1\right)^2} \left(\frac{\Sigma R\alpha}{M} - k\gamma \right).$$

A titre d'exemple, pour nos solutions de blanc d'œuf, le coefficient A était approximativement 2,8. L'erreur introduite par $d\Delta = 0,10$ vis-à-vis d'une solution de Δ proposé = 2,08 donnerait :

$$dn = 0,002.$$

III. *Muscle*. — Sur les mêmes principes, et dans les limites où l'on peut faire l'approximation d'admettre que le muscle se comporte comme une simple solution colloïdale contenant des impuretés salines on aurait *grosso modo*, pour un animal marin :

$$A = \frac{\Delta}{c} = \frac{2,2}{\frac{40}{100}} = 5,5.$$

D'autre part, si l'on prend comme base la composition centésimale de la myosine indiquée par Hammarsten :

$$(C\ 52,82. H\ 7,11. N\ 16,17. S\ 1,27, O\ 22,03.)$$

on obtient une valeur de $\frac{\Sigma R\alpha}{M}$ de l'ordre de 0,40.

La limite du coefficient k , pour le muscle complètement déshydraté (dont l'indice est voisin de 1,54, voir au ch. de la lumière polarisée) est alors :

$$\text{Lim } k = \frac{\Sigma R\alpha}{M} \frac{1}{n-1} = 0,7(8).$$

En reportant ces valeurs approximatives dans la différentielle précédente on a :

$$\frac{dn}{d\Delta} = \frac{1}{5,5} \frac{1}{\left(0,78 - \frac{2,2}{5,5} + 1\right)^2} (0,40 - 0,78.0,33) = 0,015.$$

Pour une variation de $d\Delta = 0,10$, l'ordre de grandeur de l'erreur sur l'indice serait donc $dn = 0,0015$, de l'ordre d'une unité de la troisième décimale.

Si d'autre part on essaye de mettre en évidence, sur les mêmes données, l'ordre de grandeur des différences d'indices que pourraient présenter d'après leurs seules caractéristiques de tonicité deux muscles, l'un d'animal terrestre ($\Delta = 0,70$), l'autre d'animal marin ($\Delta = 2,2$) on obtient un $dn = 0,034$. Il est curieux de remarquer que c'est précisément la différence qui existe entre la moyenne de nos indices de muscles d'animaux marins ($n = 1,400$) et la moyenne des valeurs données par Exner pour un insecte ($n = 1,366$).

On voit donc que l'accord est assez satisfaisant entre ces approximations grossières et la réalité.

Des différentielles de première et de deuxième approximations, on peut conclure *a priori* que des erreurs osmotiques sur l'indice doivent être plus importantes dans des mesures de tissus d'animaux d'eau douce que dans des tissus d'animaux marins.

Quelques remarques sont nécessaires au sujet des variations osmotiques de l'indice.

Il n'est d'abord pas sûr que dans tous les cas les tissus varient d'indice dans des conditions osmotiques rigoureusement comparables à celles d'une solution simple : le problème est plus complexe, étant donné qu'il s'agit probablement d'une somme de variations.

En outre relativement aux mesures par immersion, il faut introduire un facteur de temps qui permet, dans certains cas, de réduire l'erreur théorique.

Comme nous l'avons déjà dit plus haut, il est vraisemblable d'admettre que le temps mis par un fragment de fibres musculaires un peu gros (supérieur au 1/40^e de millimètre de diamètre par exemple) pour l'équilibre au liquide, soit plus long que le temps nécessaire à la mesure : il semble que dans ce cas l'on puisse admettre sans trop d'imprudence que dans la majorité des cas l'erreur soit réellement inférieure à la troisième décimale. Mais il n'en est pas de même par contre avec des organites délicats comme des cils vibratiles, s'adaptant en quelques minutes au liquide : et il est difficile de dire pour ceux-ci quelle réduction l'on pourrait faire subir à l'erreur théorique.

Inversement, je ferai remarquer que les variations naturelles de Δ de l'eau de mer, milieu normal de beaucoup de ces éléments (comme les cils de branchies de Lamellibranches) sont de l'ordre de plusieurs unités de la deuxième décimale : à Roscoff le Δ de l'eau de mer a varié suivant les saisons de 2^o005 (Dekhuizen) jusqu'à 2^o10 (Delage) et même 2^o19 (Delphy) oscillant autour

d'une valeur moyenne de 2008 (Vlès.. On s'exposerait donc à rencontrer des variations purement fortuites de la troisième décimale sur les indices de réfraction d'éléments en équilibre avec l'eau de mer.

Il semble donc parfaitement inutile, tout au moins pour les petits organismes, de pousser la précision au delà d'une approximation sur la troisième décimale.

Applications des calculs précédents aux liquides isotoniques pour les mesures d'indices par immersion.

1° Δ à employer comme bases. — Sauf des cas tout à fait particuliers il est à peu près matériellement impossible d'étalonner une série de solutions pour le Δ rigoureux convenant à chaque échantillon. On doit se résigner à employer des solutions de Δ moyens pour une catégorie de tissus donnés, quitte à tenir compte des écarts probables dans la précision du résultat.

Pour ces Δ moyens, on peut diviser les échantillons *grosso modo* en trois catégories principales :

a) Tissus d'invertébrés et de poissons marins (Téléostéens exceptés), qui sont soit en contact direct avec l'eau de mer, soit en contact avec un milieu intérieur dont le Δ est extrêmement voisin de celui de l'eau de mer.

Nous avons admis pour les animaux de Roscoff un Δ variant de 2,080 à 2,450.

b) Eléments d'invertébrés d'eau douce ou aériens, en contact avec un milieu intérieur différent de l'eau de mer : de Vertébrés, des Téléostéens aux Mammifères. Les valeurs ici sont variables, mais notablement inférieures au Δ de l'eau de mer.

En général, et surtout pour les Vertébrés supérieurs,

$$1 > \Delta > 0,5$$

On sait en particulier que pour les Mammifères, le Δ du sang est voisin du nombre moyen 0,55 (Winter).

c) Eléments au contact direct de l'eau douce : cils de Protozoaires d'eau douce, etc.; le Δ est évidemment sensiblement nul.

Ces trois catégories d'éléments ont au point de vue technique des valeurs très inégales. L'indice de l'organe étant fonction complexe de son Δ , il est à prévoir que les organes de la première catégorie auront des chances de posséder des indices plus élevés que les organes correspondants de la dernière catégorie (par exemple les cils de branchies de Moule et d'Anodonte) ; d'autre part les liquides dont nous pouvons disposer comme médiums de mesures ne permettent pas d'établir une série indéfinie d'indices croissants : il est donc possible que certains matériaux de la première catégorie soient

inabordables aux mesures parce que leur indice dépasse les limites de nos techniques.

Il n'y a pas à craindre par contre que des échantillons de la dernière catégorie soient dans un cas analogue, les Δ très faibles qu'ils imposent aux liquides d'immersion pouvant se trouver facilement dans des solutions colloïdales.

2^o *Nature des corps dissous.* — On voit immédiatement, par un calcul simple qu'il est inutile de répéter ici, que les sels minéraux ont une réfraction moléculaire beaucoup trop faible pour nous donner un résultat intéressant, il y a avantage à employer des molécules organiques très complexes, avec ces deux conditions : que leur solubilité dans l'eau soit grande et qu'elles présentent un minimum de toxicité vis-à-vis des matériaux. On peut penser, soit aux albuminoïdes à la manière d'Exner, soit aux sucres, dans les cas où l'état colloïdal est une gêne pour certaines opérations (ultra-microscopie).

Il est naturel de penser à la série des sucres, qui ont déjà été mis à l'épreuve dans des circonstances analogues ; on sait, en effet, que Delage est arrivé à élever des larves d'oursins parthénogénétiques parfaitement vivantes, dans des solutions de sucres isotoniques à l'eau de mer ; les objections de toxicité peuvent donc être écartées, tout au moins dans la limite de temps et de précision de ces expériences.

3^o *Indices intermédiaires.* — La série des poids moléculaires des sucres, etc., n'étant évidemment pas une fonction continue, certains indices ne peuvent être obtenus directement par simple solution d'un seul corps ; on y arrivera par mélange de deux solutions de corps différents de même Δ et d'indices inégaux en se guidant pour les proportions sur la loi des mélanges de Landolt :

$$\frac{P}{D} (N - 1) = \Sigma \left(\frac{p}{d} (n - 1) \right).$$

P et Σp étant les poids du mélange et de ses composants, D et Σd leurs densités, N et Σn leurs indices. Cette formule peut se mettre sous la forme plus commode :

$$V (N - 1) = \Sigma v (n - 1).$$

V étant le volume du mélange, Σv la somme des volumes de ses composants. Pratiquement, et dans la mesure des approximations, V est très voisin de Σv : de sorte que pour calculer la proportion $\frac{v_1}{v_n}$ de

deux liquides d'indices n_1 et n_2 à mélanger pour obtenir un liquide d'indice N , on peut mettre l'équation sous la forme (1) :

$$\frac{v_1}{v_2} = \frac{n_2 - N}{N - n_1}.$$

On peut également opérer pour les Δ voisins de l'eau de mer, avec des mélanges d'une solution de sucre et d'eau de mer (2).

4^o *Indications relatives à quelques liquides usuels.* — Voici à titre d'exemple les solutions de sucres et de blanc d'œuf ordinaire (avec ses sels naturels) pour deux Δ usuels (eau de mer de Roscoff, moyenne $\Delta = 2,08$; milieu intérieur des Vertébrés supérieurs, moyenne $\Delta = 0,55$).

1. En effet, on a :

$$\begin{cases} V(N - 1) = v_1(n_1 - 1) = v_2(n_2 - 1) \\ V = v_1 + v_2 \end{cases}$$

Donc :

$$v_1((N - 1) - n_1 - 1) = v_2((n_2 - 1) - N + 1)$$

d'où l'on tire :

$$\frac{v_1}{v_2} = \frac{n_2 - N}{N - n_1}$$

2. Il est extrêmement commode, pour déterminer l'indice, d'opérer de la manière suivante :

a) Promener l'organe dans une série de liquides d'indices différant par exemple, de 0,01 ou 0,02, et étalonnés à l'avance.

b) L'indice de l'objet étant déterminé comme compris entre les indices de deux liquides de la série précédente, placer cet objet dans un verre de montre contenant l'un des deux liquides (celui d'indice inférieur à l'objet, par exemple) ; puis ajouter avec une pipette, goutte à goutte, l'autre liquide (d'indice supérieur) et en rectifiant par tâtonnements jusqu'à restreindre la zone d'incertitude dans laquelle doit se produire l'égalité entre l'objet et le médium. Il est nécessaire d'agiter le liquide de temps en temps pour que le mélange soit homogène ; ces derniers tâtonnements doivent être accompagnés de détermination au réfractomètre Abbe de l'indice complet du liquide contenu dans le verre de montre de façon à bien préciser le sens de l'addition rectificatrice des nouveaux liquides. Il est inutile de dire qu'avec les mesures cryoscopiques nécessaires à la vérification de certaines des solutions qui s'altèrent assez vite et que l'on doit renouveler presque tous les jours, et avec les nettoyages indispensables du réfractomètre dans les intervalles des mesures, la recherche de l'indice d'un tissu est une opération extrêmement longue.

Corps	Concentration p. gr. 0/0 d'eau	Δ pris comme base du calcul	Indice calculé	Indice mesuré n_D	Valeur du coefficient h employée pour le calcul
Saccharose. . .	7,1	0,55	1,340	1,342	0,73
Raffinose . . .	14,2	»	1,345	1,344	0,83
Glucose. . . .	19,9	2,08	1,355	1,355	0,65
Saccharose. . .	37,9	»	1,373	1,376	0,65

		Δ mesuré	Indice calculé d'après la concentration		
Blanc d'œuf séché (avec ses sels).	75	2,08	1,405	1,402	0,77
		Δ interpolé			
	80 env.	2,2(5)	1,407	1,406	0,77

CHAPITRE IV

Etude sommaire des images données par la limite de deux corps d'indices différents.

Les phénomènes Schræder et Becke, avec leurs théories élémentaires, sont suffisamment décrits pour leurs applications pratiques immédiates. Il y a lieu de remarquer cependant que ces descriptions et ces théories sont assez incomplètes ; il peut être intéressant d'en reprendre l'examen d'une façon plus approfondie, en raison de ce que cette étude remet en question des problèmes très importants relatifs à la nature des images données par le contour d'un corps. Ces problèmes, comme on le verra plus loin, ont des conséquences importantes, aussi bien vis-à-vis des études microscopiques en lumière blanche que vis-à-vis de celles en lumière ultra-violette.

Nous compléterons d'abord la description des phénomènes, nous en donnerons ensuite une théorie plus détaillée (1).

Description. — a) *Phénomène Schræder.* — La description élémentaire du phénomène Schræder indique qu'en lumière oblique, un des côtés de l'objet examiné est plus sombre que le reste du champ, et que l'autre côté est au contraire plus clair que le reste du champ :

1. Il y a souvent intérêt pour l'observation de ces divers phénomènes de franges à les projeter sur un écran pour éviter l'accommodation instinctive de l'œil aux faibles variations de mise au point. Le plus commode consiste à utiliser la projection sur le verre dépoli d'une chambre microphotographique, disposée comme dans les cas usuels. Il faut noter que dans ce cas l'image est droite par rapport à l'objet, et non plus inversée comme dans l'observation à l'oculaire. Il y a également intérêt, d'autre part, à ne pas employer pour cet examen de corps à trop grandes épaisseurs pour lesquelles les différences introduites du fait que la mise au point initiale est mise sur la surface supérieure ou la surface inférieure, peuvent être assez considérables pour inverser complètement le phénomène, par suite du croisement de franges dans l'espace, croisement dont il sera question plus loin.

zone sombre d'une part, zone claire de l'autre, situées l'une et l'autre dans l'objet.

Le phénomène prend un tout autre aspect quand on l'associe aux phénomènes concomitants se produisant à l'extérieur de l'objet.

On constate assez facilement qu'outre les franges internes il existe aussi le plus souvent des franges *externes* à l'objet, plus ou moins constantes et visibles suivant les cas (1), mais d'existence parfaitement définissable ; ces franges externes sont complémentaires des internes, en ce sens qu'à la frange interne noire peut être adjacente une externe blanche et inversement

Pour une mise au point invariable et moyenne, établie primitivement en lumière centrée, ces systèmes de franges présentent divers caractères suivant la direction de la lumière incidente par rapport à la répartition des indices dans la préparation ; ils offrent en particulier des asymétries très nettes tant en dimensions qu'en intensités.

1° Soit un fragment de verre ($n = 1,52$) d'épaisseur faible immergé dans du bromure de naphthaline ($n = 1,65$) ; la lumière incidente (convergente) pénètre dans la préparation par le milieu d'indice plus fort et rencontre par conséquent (fig. 25) d'abord une surface A

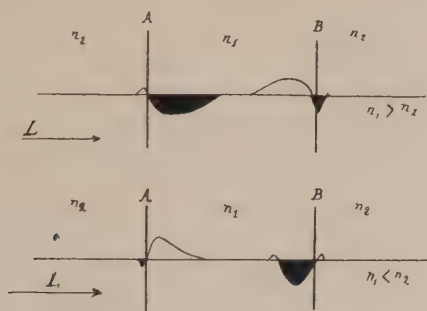


Fig. 25. — Phénomène Schréder.

Schéma de la largeur et de l'intensité des franges (largeur en abscisses, intensité en ordonnées) sur les limites AB d'un objet n_1 plongé dans un milieu n_2 . L'axe horizontal représente l'intensité moyenne du champ.

En bas, verre-bromure. En haut, verre-eau. L, direction de la lumière.

1. La forme de la surface limite paraît avoir une grande influence sur la netteté du phénomène : une surface de séparation bien plane et bien verticale, renfermant l'axe optique du microscope, ne donne que des franges extrêmement étroites et difficiles à mettre en évidence ; une surface semée d'irrégularités ou de courbures variées accentue au contraire la netteté du phénomène.

où il y a une baisse d'indice, puis une surface B où il y a une hausse d'indice.

En avant (par rapport à l'incidence de la lumière) de la surface A (bromure-verre), nous trouvons une petite bande sombre inconstante très faible, à extrémité externe s'atténuant insensiblement ; à extrémité interne, au contact de la limite de séparation, très nette et accentuant par contraste la limite de la zone claire interne. En arrière de A, nous trouvons la zone claire classique, assez large et donnant une apparence de relief considérable à l'objet.

En avant de la deuxième limite B (verre-bromure) existe la frange sombre classique très intense et quelquefois précédée d'une très mince frange blanche. En arrière de B, une frange claire faible et inconstante fait ressortir également par contraste la limite de la zone sombre.

Nous avons donc deux groupes de franges nettement asymétriques : dans le premier, petite frange sombre et grande frange claire, dans le second, grande frange sombre et petite frange claire.

2° Examinons, à l'inverse, du verre ($n = 1,52$) dans de l'eau ($n = 1,33$). La lumière a pénétré par le corps le moins réfringent (fig. 25). Nous aurons en avant de A, une petite frange claire inconstante ; en arrière de A, la grande zone sombre classique. En avant de B, la grande frange claire classique ; en arrière de B, une petite frange sombre empiétant parfois sur B et souvent bordée extérieurement elle-même par une petite franche blanche.

Ici encore asymétrie et inégalité de franges.

Les règles générales que l'on tire de ces observations sont pour une mise au point moyenne : 1° quand le corps est dans un médium moins réfringent que lui, les franges noires sont en arrière, par rapport à l'incidence de la lumière, des surfaces de séparations et les franges blanches en avant de ces mêmes surfaces ; 2° quand le corps est dans un médium plus réfringent que lui, ce sont les franges blanches qui sont en arrière de limites et les franges noires en avant. Comme on le voit, il y a une apparence de contradiction très frappante entre les deux parties du phénomène : la position des franges ne dépend pas de l'ordre de succession des indices, puisque dans l'un et l'autre cas la lumière peut subir une série de variations d'indices semblablement ordonnées, elle dépend au contraire du fait que le plus fort ou le plus faible indice est *celui du médium où est immergé l'autre corps*, en d'autres termes, de la *position topographiquement périphérique* de l'un des indices par rapport à l'autre, du fait que l'un des indices *entoure* l'autre. Nous verrons plus loin l'explication de cet aspect.

Il est à remarquer que la théorie élémentaire du Schröder van der Kolk renferme également et explique cette apparente contradiction, la frange noire interne qu'elle signale est tantôt en arrière d'une surface de séparation, tantôt en avant pour une variation d'indices de même sens.

b) *Franges de Becke*. — La description classique des franges de Becke est également incomplète; je rappelle qu'elle indique, en lumière convergente centrée, une frange blanche s'éloignant vers le corps le plus réfringent lorsqu'on soulève le plan focal, vers le corps le moins réfringent lorsqu'on abaisse le plan focal.

En réalité, il y a ici encore, mais d'une manière beaucoup plus constante que pour le Schröder, un système de franges doubles au niveau de chaque limite.

Lorsqu'on soulève la mise au point, en lumière centrée, on voit bien une frange blanche s'éloigner dans le corps le plus réfringent mais on

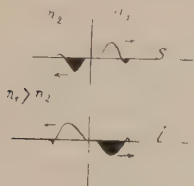


Fig. 26. — Frange de Becke. Supérieures (s) et inférieures (i), en lumière centrée. Même figuration que dans figure 25.



Fig. 27. — Schéma du triplement de l'image d'un angle de verre en mise au point déréglée.

voit aussi une *frange grisâtre* s'écarter dans le corps le moins réfringent (fig. 26).

La frange blanche possède en général une limite externe (par rapport à la surface de séparation), fort nette délimitée par une petite bordure sombre; par contre la frange sombre peut posséder un liseré blanc très pâle.

Lorsqu'on abaisse la mise au point, le phénomène est absolument inverse, la frange sombre gagne le corps le plus réfringent (cf. Pl. III).

Ce dédoublement en deux franges de l'image de la limite rend compte d'un phénomène très particulier que l'on observe en examinant un angle de verre avec une mise au point déréglée: l'angle de verre paraît *triple*; une figure centrale représente l'ancienne image au point de plus en plus floue à mesure que la mise au point se dérègle; une figure droite et une figure gauche s'éloignent de la précédente (fig. 27).

Ces deux figures latérales sont formées par l'association des franges non correspondantes des deux côtés de l'objet, venues en contact et formant entre elles des angles égaux à l'angle des côtés de l'objet (1).

Lorsque la lumière incidente convergente est centrée, le phénomène est symétrique, c'est-à-dire que sur les deux bords de l'objet immergé, les systèmes de franges sont sensiblement de même ordre à tous les points de vue si les surfaces ne sont pas elles-mêmes trop dissemblables ; par contre les deux côtés d'une même limite offrent rarement des franges égales, il y a asymétrie au niveau de chaque surface de séparation.

Le phénomène change de caractère en lumière oblique, et l'asymétrie de chaque côté d'une limite se double d'une asymétrie complète sur les deux bords de l'objet.

1° Soit un fragment de verre ($n = 1,52$) dans du bromure de naphthaline ($n = 1,65$), de mise au point exacte, avec éclairage oblique (même dispositif que pour le procédé Schroeder). Si nous soulevons le plan focal, nous constatons (2) :

a) Du côté d'où vient la lumière sur la limite bromure-verre, une *large frange blanche*, la frange classique, s'éloignant vers le bromure ; en face une frange sombre, plus large encore et proportionnellement moins distante de la limite, s'éloignant dans le verre.

b) Du côté opposé à la lumière, sur la limite verre-bromure, une

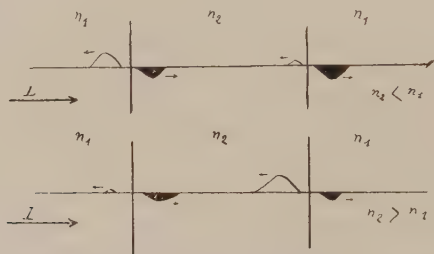


Fig. 28. — Franges de Becke supérieures en lumière oblique.
Même figuration que figure 25.

En haut, verre-bromure, en bas, verre-eau.

1. Voir à ce propos Sagnac (1897) qui décrit un phénomène analogue.
2. Dans toutes ces expériences le phénomène est rétabli tel qu'il se passe en réalité, le renversement des images par le microscope étant éliminé. Pour l'observateur à l'oculaire, les phénomènes seraient évidemment inverses. Il lui faudrait supposer le mot « diaphragme » remplaçant le mot « lumière » dans toutes nos descriptions.

frange noire *s'éloignant dans le bromure*, une frange blanche extrêmement petite, très pâle, presque pas visible et *s'éloignant dans le verre*. Cette frange blanche est plus éloignée de la limite que la frange noire, elle est assez délicate à mettre en évidence et passe inaperçue la plupart du temps dans les examens courants.

En représentant ces franges comme nous l'avons fait pour les phénomènes Schröder, nous avons le schéma de la figure 28.

2° Dans un système où le liquide d'immersion a son indice plus petit que celui de l'objet (eau-verre), les franges ont la disposition suivante :

a) Limite du côté d'où vient la lumière : *frange blanche*, très faible dans l'eau ; *frange noire* plus près de la limite dans le verre.

b) Limite du côté opposé à la lumière : large *frange blanche* très intense (frange classique) dans le verre ; *frange noire* dans l'eau

Ce qui correspond au schéma inférieur de la figure 28.

Dans l'un et l'autre cas, l'abaissement de la mise au point conduirait à des schémas inverses.

Il est facile de constater, par l'examen des schémas des phénomènes Schröder et Becke *complets* tels que nous venons de les décrire, qu'il y a de grandes relations entre les deux groupes de phénomènes. Il semble que le Schröder et le Becke ne soient que des détails particuliers d'un même ensemble de phénomènes, différenciés du fait qu'on exagère telle ou telle partie de l'ensemble par l'observation dans des conditions plus ou moins favorables à sa production. Il faut remarquer en effet que le Schröder est plus souvent net avec un grossissement faible (observation de la zone noire, large), et le Becke, très souvent avec un grossissement fort (observation de la frange blanche, mince), surtout si les surfaces sont planes et verticales. Peut être faut-il considérer ces relations comme résultant de ce que l'introduction de la lumière oblique produit effectivement un dérèglement de mise au point ; la variation d'épaisseurs de médium et d'objet traversées par la lumière du fait de l'inclinaison des rayons n'est pas négligeable, et suivant que l'indice du médium est plus fort ou plus faible, il peut s'ensuivre une modification de la position du plan focal analogue à celle que l'on utilise dans le procédé bien connu du duc de Chaulnes pour la mesure des indices de réfraction.

Les relations entre les deux phénomènes, Schröder et Becke, peuvent du reste être démontrées facilement en passant de l'un à l'autre :

1° Morceaux de verre ($n = 1,52$) dans du bromure de naphtaline ($n = 1,65$). Mise au point exacte en lumière centrée, puis passage à la

lumière oblique; les *franges Schræder* ainsi obtenues contre la limite sont (fig. 29) :

a) Côté de la lumière :

I. Frange sombre inconstante dans le bromure.

II. Frange claire dans le verre.

b) Limite opposée à la lumière :

III. Frange noire dans le verre.

IV, La frange blanche dans le bromure de naphtaline est invisible.

Soulevons la mise au point :

La frange blanche II très intense passe de l'autre côté de la limite bromure-verre et s'éloigne dans le bromure ; c'est la frange de Becke proprement dite.

La frange I noire fait l'inverse et vient se placer dans le verre.

La frange III noire gagne le bromure.

La frange blanche IV invisible jusqu'ici, se montre extrêmement faible et s'éloigne dans le verre.

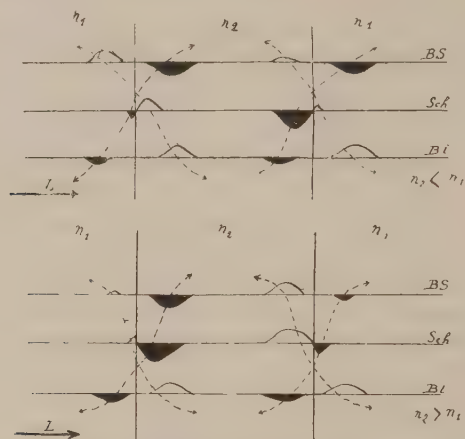


Fig. 29. — Relations entre les franges Schræder (*Sch*)
Becke supérieures (*BS*), Becke inférieures (*Bi*)

En haut verre-bromure, en bas verre-eau. Même figuration que figure 25.

Recommençons l'expérience en abaissant cette fois la mise au point :

La frange blanche II s'éloigne dans le verre.

La frange noire I s'éloigne dans le bromure.

La frange noire III s'éloigne dans le verre.

Enfin la frange blanche IV apparaît plus intense et s'éloigne dans le bromure.

2^o Une expérience correspondante peut se faire avec la disposition inverse des indices (fig. 29), je la résume très rapidement :

Verre ($n = 1,52$) dans eau ($n = 1,33$). Même disposition expérimentale.

Franges Schræder :

Limite du côté de la lumière : I. Frange blanche dans l'eau.
II. Frange noire dans le verre.

Limite opposée à la lumière : III. Grande frange blanche dans le verre. IV. Frange noire dans l'eau.

Franges Becke :

a) Relèvement du plan focal : les franges s'éloignent des limites :

I s'éloigne dans l'eau.

II et III dans le verre.

IV s'éloigne dans l'eau.

b) Abaissement du plan focal : les franges commencent par se rapprocher des limites, s'y croisent, et s'éloignent des limites en sens inverse :

I passe dans le verre.

II passe dans l'eau.

III passe dans l'eau.

IV passe dans le verre.

Le passage du phénomène Schræder au phénomène Becke démontre donc leur grande analogie.

J'ai dit plus haut que l'on peut considérer certaines des franges Schræder comme correspondant à un dérèglement de mise au point. On peut constater, avec les expériences ci-dessus, qu'il doit y avoir une position du plan focal pour laquelle, la lumière restant oblique, *il n'y a pas de franges du tout*, ou tout au moins il y a un minimum de franges : c'est le moment où elles se croisent sur la limite (1).

Cette position est *celle d'exacte mise au point* et elle se trouve, dans le cas où le médium d'immersion est d'indice plus fort que l'objet, dans un plan *supérieur* au plan primitif de mise au point en lumière centrée ; dans le cas où le médium est plus faible que l'objet dans un plan *inférieur* à ce même plan primitif de mise au point. L'inclinaison de la lumière a donc eu pour effet de diminuer la distance focale effective de l'objectif dans le premier cas, de l'augmenter dans le second.

1 C'est à cause du croisement de ces franges qu'il importe d'opérer sur des objets très minces, de façon à ce que le point de croisement des franges soit nettement en dehors de l'objet, et non entre ses surfaces inférieure et supérieure.

Cette déformation correspond assez bien à celle que l'on peut prévoir par le phénomène de Chaulnes.

Compléments à la théorie des franges de Becke. —

L'ensemble du phénomène des franges de Becke paraît souvent assez complexe, et il est probable qu'aux franges de réflexion totale se superposent quelquefois des franges de toute autre nature. On doit d'abord songer, et Becke l'a indiqué lui-même dans une des figures de son mémoire, à ce que j'appellerai les franges « d'incidence rasante ». Lorsque le rayon lumineux, cheminant dans le corps d'indice le plus faible, atteint la limite de séparation entre celui-ci et le corps d'indice supérieur sous l'incidente rasante, il pénètre dans le nouveau milieu en faisant avec cette paroi un angle dont le minimum limite est précisément l'angle maximum à partir duquel cesserait la réflexion totale pour un rayon suivant la marche inverse; en d'autres termes c'est la nappe de rayons d'incidence rasante qui borde et délimite la nappe de réflexion totale. Il y a lieu de remarquer que cette frange d'incidence rasante peut subsister lorsque la lumière est à peu près parallèle au plan de la limite de séparation, ce qui se produirait difficilement avec une frange de réflexion totale, et que même dans ce cas elle doit conserver une distance angulaire assez grande de la paroi, alors que la frange de réflexion totale deviendrait rasante sur celle-ci. Or l'expérience montre que les franges de Becke sont encore visibles en lumière à peu près parallèle et qu'elles se « décollent » parfaitement bien de la paroi. Dans le cas de la lumière oblique, si la lumière vient par le corps le moins réfringent, la frange de réflexion totale devrait diminuer ou disparaître, tandis que la frange d'incidence rasante devrait subsister, l'inverse ayant lieu lorsque la lumière vient par le corps le plus réfringent. La coexistence de ces deux franges pourrait expliquer pourquoi dans certains cas on peut avoir des franges blanches du côté opposé à la lumière.

Enfin il y a lieu de se demander si dans beaucoup de circonstances on n'est pas en présence de franges d'interférence dues à des diffractions ou à des superpositions d'ondes ayant suivi des chemins différents et superposées par des phénomènes de réfraction ou de réflexion quelconques. Le cas des franges de diffraction est extrêmement important, et nous paraît devoir être traité un peu plus longuement, étant donné l'intérêt qu'il présente vis-à-vis de l'interprétation des images microscopiques; on sait en effet que le phénomène classique des franges sur le bord d'un écran opaque n'est qu'un cas limite, et l'on conçoit

que deux corps juxtaposés où la vitesse de la lumière est différente puissent jouer l'un par rapport à l'autre le rôle d'écran (1).

L'intervention dans les franges de Becke de phénomènes de diffraction peut être exagérée au moyen des dispositifs que l'on emploie d'ordinaire pour accentuer les franges d'interférence : remplacer les ondes lumineuses sphériques par des ondes planes, la lumière blanche par de la lumière monochromatique, et employer une source de dimensions très réduites, de façon à en uniformiser la phase.

En observant au microscope le phénomène de Becke avec un faisceau de lumière parallèle issu d'une lampe à arc, et avec intercalation de cuves de SO^4Cu ammoniacal ou de $\text{Cr}^2\text{O}^3\text{K}^2$ les caractères des franges de diffraction apparaissent avec une netteté parfaite ; la limite de l'objet est alors bordée de chaque côté par toute une série de franges alternativement brillantes et obscures, au sujet desquelles il ne peut y avoir

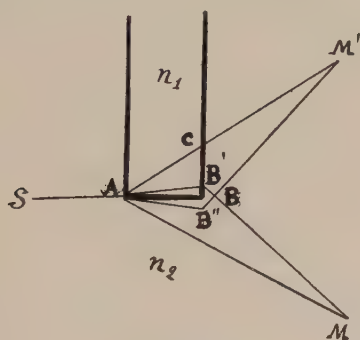


Fig. 30.

aucun doute. De plus, les mesures micrométriques de ces franges faites successivement en lumière jaune et en lumière bleue, montrent qu'elles sont fonction de la longueur d'onde, et plus étroites pour le bleu que pour le jaune, ce qui est conforme à leur origine interférentielle, et incompatible avec la réflexion totale.

Les caractéristiques de ces franges en lumière parallèle peuvent se calculer facilement par le procédé interférentiel très connu.

Soit un corps d'indice n_1 plongé dans un corps d'indice n_2 et soit AB la limite de ces deux corps (fig. 30).

1. Il est facile de montrer l'analogie de certaines franges de Becke avec les franges classiques de diffraction. Il suffit d'examiner au microscope, mise au point déréglée, un écran opaque, une pointe d'aiguille par exemple.

Supposons une onde lumineuse partie d'une source unique, telle que s , ayant pénétré dans le système; cette onde va se diviser en deux parties de vitesses différentes. Appliquons à chacune d'elles le principe d'Huyghens, et examinons quels sont les caractères de l'éclaircissement résultant en un point M quelconque situé en arrière de la limite AB .

En M parviennent des vibrations ayant suivi deux sortes de chemins :

Des vibrations telles que $AB'M$ ayant passé à travers les corps n_1 et n_2 , des vibrations telles que AM n'ayant traversé que le corps n_2 .

La différence de marche des vibrations telles que $AB'M$ et AM à leur arrivée en M sera :

$$AM - AB' \frac{n_1}{n_2} - B'M = m \frac{\lambda}{2},$$

λ étant la longueur d'onde, et m un nombre entier quelconque : pour m pair nous aurons en M une frange brillante, pour m impair une frange noire. On peut écrire :

$$AM - B'M = AB' \frac{n_1}{n_2} + m \frac{\lambda}{2}$$

et en confondant à la limite AB' avec AB :

$$AM - BM = C^{\text{te}} \quad (\text{I})$$

les franges sont donc les hyperboles de foyers A et B .

Pour un autre point tel que M' situé de l'autre côté de la limite on aurait avec des trajets de vibrations tels que $AB''M'$, ACM' une différence de marche :

$$AC \frac{n_1}{n_2} + CM' - AB'' - B''M' = m' \frac{\lambda}{2} \quad (\text{II})$$

En confondant AB'' avec la limite AB on a encore des franges hyperboliques puisque :

$$\left(AC \frac{n_1}{n_2} + CM' \right) - BM' = C^{\text{te}}.$$

De telles franges sont-elles symétriques par rapport à la limite AB ? Pour la symétrie les conditions nécessaires sont :

$$\begin{aligned} m &= m', \\ AM' &= AM, \\ BM' &= BM. \end{aligned}$$

Or, on a, en confondant comme précédemment B, B', B' :

$$BM = AM - AB \frac{n_1}{n_2} - m \frac{\lambda}{2} \quad (I)$$

et

$$BM' = CM' - AB + AC \frac{n_1}{n_2} - m' \frac{\lambda}{2} \quad (II)$$

La différence (BM — BM') doit être nulle pour les conditions énoncées plus haut, c'est-à-dire :

$$AM - AB \frac{n_1}{n_2} - m \frac{\lambda}{2} - CM' + AB - AC \frac{n_1}{n_2} + m' \frac{\lambda}{2} = 0,$$

ou

$$AM + AB \left(1 - \frac{n_1}{n_2}\right) - AC \frac{n_1}{n_2} - CM' = 0$$

et d'après la condition :

$$AM = AM' = AC + CM'$$

on trouve :

$$AB \left(1 - \frac{n_1}{n_2}\right) + AC \left(1 - \frac{n_1}{n_2}\right) = 0$$

ou

$$\left(1 - \frac{n_1}{n_2}\right) (AC + AB) = 0$$

ce qui n'est possible que pour :

$$n_1 = n_2.$$

Or dans ce cas-limite les franges ne peuvent pas se produire, l'écran n'existant plus.

Les franges seront donc *asymétriques* par rapport à la limite des deux corps et le seront d'autant plus qu'on sera plus éloigné de l'égalité d'indices des deux corps ; l'étalement de ces franges sera plus grand du côté du plus faible indice. La mise en évidence de cette asymétrie est expérimentalement assez délicate, par suite des difficultés du repérage exact, lorsque la mise au point est déréglée, de l'intersection du plan focal antérieur avec le plan contenant la limite primitive et la direction des rayons incidents. Si la lumière incidente n'est pas *rigoureusement* centrée sur l'axe du microscope, ce plan est oblique sur l'axe, et le repérage primitif de la limite au moyen d'un oculaire à réticule n'a plus aucune signification. Le centrément rigoureux de la

lumière incidente peut s'effectuer de la manière suivante : placer à la croix du réticule l'image circulaire d'un grain de poussière quelconque de la préparation, puis centrer, par rectification du miroir, la lumière de telle façon que, si la mise au point est déréglée dans les deux sens, les franges du grain de poussière *restent bien concentriques à la croix du réticule*. Ce réglage effectué, on pourra remplacer le grain de poussière par la région intéressante de la préparation à observer (sans toucher au miroir), y repérer la position de la limite, et l'on constatera alors sans difficulté l'asymétrie des franges par rapport au repérage primitif de cette limite (1).

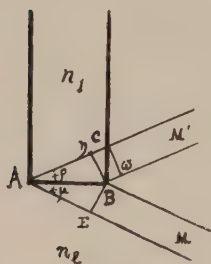


Fig. 31.

On peut obtenir facilement les caractères de l'asymétrie en calculant les directions des asymptotes des hyperboles, lorsque M et M' s'éloignent vers l'infini au point que AM et BM d'une part, AM' et BM' d'autre part, peuvent être considérés comme parallèles ; les diffé-

rences de marche deviennent (fig. 31) :

1° Du côté M :

$$\delta = AB \frac{n_1}{n_2} - AE = AB \left(\frac{n_1}{n_2} - \cos \alpha \right).$$

2° Du côté M'C :

$$\delta' = AB + B\omega - AC \frac{n_1}{n_2} = AB - A\eta \frac{n_1}{n_2} + B\omega \left(1 - \frac{n_1}{n_2} \right),$$

or on a :

$$B\omega = BC \sin \rho = AB \operatorname{tg} \rho \sin \rho$$

$$A\eta = AB \cos \rho$$

d'où :

$$\delta' = AB \left(1 - \frac{n_1}{n_2} \cos \rho + \operatorname{tg} \rho \sin \rho \left(1 - \frac{n_1}{n_2} \right) \right).$$

1. Une autre condition qui peut masquer l'asymétrie des franges est celle qui résulte parfois de la forme même de la limite. Lorsque celle-ci est une surface fortement oblique sur l'axe optique, les franges subissent des déformations importantes, sur lesquelles Becke a d'ailleurs insisté. Dans toutes ces expériences, nous avons recherché le cas simple d'une limite à peu près plane et à peu près parallèle à l'axe optique.

Pour deux franges du même ordre :

$$\delta = \delta'$$

d'où :

$$\frac{n_1}{n_2} - \cos \mu = 1 - \frac{n_1}{n_2} \cos \rho + \operatorname{tg} \rho \sin \rho \left(1 - \frac{n_1}{n_2} \right)$$

qu'on peut transformer ainsi :

$$\begin{aligned} \frac{n_1}{n_2} - 1 &= \cos \mu - \frac{n_1}{n_2} \cos \rho + \operatorname{tg} \rho \sin \rho \left(1 - \frac{n_1}{n_2} \right) \\ \left(\frac{n_1}{n_2} - 1 \right) (1 + \operatorname{tg} \rho \sin \rho) &= \cos \mu - \frac{n_1}{n_2} \cos \rho \\ (n_1 - n_2)(1 + \operatorname{tg} \rho \sin \rho) &= n_2 \cos \mu - n_1 \cos \rho \end{aligned} \quad (I)$$

La formule (I) montre que si :

$$n_1 > n_2$$

pour des angles μ et ρ compris entre 0 et 90° on a :

$$n_2 \cos \mu - n_1 \cos \rho > 0 \quad \text{ou} \quad \frac{\cos \mu}{\cos \rho} > \frac{n_1}{n_2}$$

et comme $\frac{n_1}{n_2} > 1$, il vient évidemment (pour des valeurs comprises entre 0 et 90°) :

$$\mu > \rho.$$

Les franges seront plus étalées du côté du plus faible indice, le plan focal étant en arrière de la limite AB ; cette conclusion est confirmée par l'expérience : en produisant les franges de diffraction sur une limite verre-glycérine, ou verre-bromure naphthaline par exemple, on remarque sur le côté de l'indice plus fort (mise au point relevée) des franges plus étroites, mais plus brillantes et plus nettes que de l'autre côté (ce qui se conçoit facilement, les quantités équivalentes de lumière des deux côtés de la nappe hyperbolique étant réparties sur des sections de grandeurs différentes (pl. V). En envoyant le faisceau de lumière obliquement par rapport à la limite de séparation, on élargit les franges du côté opposé à la lumière, ce qui se comprend du fait que les nappes hyperboliques basculent, et sont sectionnées par le plan focal suivant des inclinaisons différentes.

Un point assez important doit être signalé : en lumière parallèle et parallèle au plan-limite, on remarque que du côté du plus fort indice

les deux ou trois franges les plus externes par rapport à la limite sont plus intenses que les autres : lorsque l'on relève la mise au point, cela forme comme un train d'ondes plus brillantes qui s'éloigne de la limite. Y a-t-il là superposition aux franges de diffraction d'une frange de réflexion totale ou d'incidence rasante ? La réflexion totale ne doit pas être en jeu, étant donnée l'incidence de la lumière et l'angle considérable que paraît former la nappe de ce train d'ondes avec la paroi : dans un cas où nous avons pu estimer approximativement cet angle, d'après l'élongation qu'avait subie la frange pour une élévation du tube connue, nous avons jugé cet angle supérieur à une cinquantaine de degrés ; or, la différence d'indices dans l'expérience en question (verre-glycérine) était faible (1,51 — 1,46) et ne permettait pas de prévoir un tel angle pour une réflexion totale ni même peut-être pour la frange d'incidence rasante ; nous ferons de plus remarquer que dans

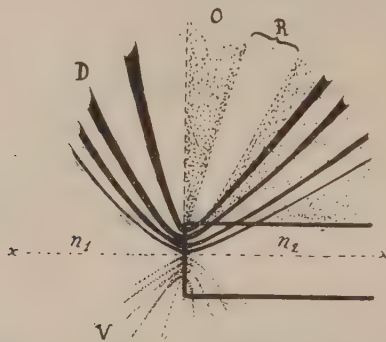


Fig. 32. — Structure optique de l'espace au voisinage d'une limite.
O, ombre géométrique ; R, frange de réflexion totale ; D, franges diverses de diffraction ; V, nappes virtuelles antérieures ; xx' , trace du plan d'exacte mise au point.

un cas de superposition analogue, les franges d'interférence devraient être « lavées » de blanc, moins distinctes, alors que dans notre cas c'est le contraire et que les noirs sont encore très nets. Il est probable que ce renforcement est d'une autre nature, et interférentiel lui-même. Ces phénomènes sont d'ailleurs extrêmement complexes et très variables : des superpositions de plusieurs systèmes de franges d'interférence sont certainement probables et dans certains cas même l'on obtient des franges périodiques du type Talbot.

Structure optique de l'espace au voisinage d'une limite

Comment tout cet ensemble se concilie-t-il pour produire les divers aspects des franges de Becke que nous obtenons dans les circonstances usuelles ? Le train d'ondes brillant de renforcement, dont nous venons de parler, paraît pouvoir jouer un rôle important dans leur constitution.

Lorsque l'on passe à la lumière convergente, polychromatique et polyphasique, les phénomènes d'interférence subissent de grandes réductions, les franges les plus éloignées se combinant en « blanc d'onde supérieur » et il est probable qu'il ne résiste rien à l'extinction, au delà de la première ou de la seconde frange au voisinage de la limite. Celles-ci et ce qui reste du « train d'ondes de renforcement » jointes aux phénomènes de réflexion totale et d'incidence rasante, forment un complexe où l'on peut trouver l'explication des déformations que subissent les images microscopiques du fait d'une variation de mise au point.

En résumant tout ce que nous venons de dire, il découle de cette étude que l'espace avoisinant la limite de séparation de deux corps d'indices différents, se comporte comme s'il possédait une complexité de structure optique tout à fait remarquable. Tout se passe *comme s'il pouvait y avoir* (1) dans cet espace quatre ordres de surfaces optiques (fig. 32) :

1^o Une surface limitant l'ombre géométrique de l'objet (ombre géométrique étant pris dans son sens le plus général et correspondant à une variation quelconque des propriétés des ondes lumineuses du fait de la traversée de l'objet, intensité, couleur, etc.); c'est une portion de la surface conique ayant pour sommet l'image de la source donnée par le condensateur ou le collimateur, et pour base le contour de l'objet : portion placée entièrement en arrière de l'objet par rapport à la source, et étant d'ailleurs par suite de la diffraction et de la diffusion d'étendue très restreinte dans cette direction.

On sait d'ailleurs que dans le cas-limite où les conditions de diffraction sont réalisées au maximum (bord d'écran éclairé par une fente fine) *l'ombre géométrique n'existe plus*.

2^o Un système de surfaces hyperboliques situées en arrière de

1. Je dis : « comme si », faisant abstraction pour le moment du rôle propre de l'objectif lui-même dans ces phénomènes.

l'objet par rapport à la source. Ces surfaces partent au niveau même de l'objet de la limite duquel elles se détachent, et forment deux cônes hyperboliques, l'un convexe, l'autre concave, appuyés sur le contour de l'objet. Ces surfaces sont des lieux de maxima ou de minima d'intensité lumineuse pour un λ donné.

3° Un système de surfaces hyperboliques complémentaires des précédentes, dont elles représenteraient les secondes nappes et situées en avant des premières. Il est absolument certain que ces dernières sont virtuelles et n'ont pas une existence réelle dans l'espace antérieur à l'objet, mais il est probable qu'elles sont seulement formées aux dépens des ondes émergeant de l'objectif, du fait que l'objet est postérieur au plan focal de celui-ci; mais toujours est-il que tout se passe comme si elles existaient antérieurement à l'objet. Ces diverses nappes virtuelles sont énantiomorphes des premières.

4° Il s'ajoute enfin aux surfaces précédentes, les noyant probablement très souvent, une surface-limite de réflexion totale analogue à celle qui est décrite dans la théorie élémentaire des franges de Becke (1), adjacente à une surface limite d'incidence rasante. Cette surface est, soit réelle (dans la nappe de franges postérieures), soit virtuelle et énantiomorphe de la première (dans la nappe de franges antérieures), et dérivant des mêmes facteurs que cette nappe.

Il résulte de la conception de ces quatre ordres de surfaces que lorsque le plan focal de l'objectif balaye l'espace environnant l'objet, il peut se projeter dans le microscope trois combinaisons d'images :

1° Un complexe réalisé par l'addition, à l'ombre géométrique du contour, de la surface de réflexion totale et, éventuellement, des nappes supérieures des franges.

2° Un second complexe, formé par l'ombre géométrique et les diverses nappes virtuelles antérieures.

3° Enfin, l'ombre géométrique du contour toute seule (2).

Il est à remarquer que dans cet espace, une région et une seule peut renfermer l'ombre géométrique indépendante de franges; cette région

1. Pour la commodité du langage, nous désignerons désormais sous le nom de franges de Becke, l'ensemble des phénomènes de franges résultant d'une discontinuité d'indices dans un milieu transparent.

2. Il y a lieu de signaler que les astronomes se sont préoccupés depuis longtemps d'étudier les images complexes formées dans leurs instruments par la superposition des images géométriques et des zones de diffraction. La question d'indices qui nous intéresse ici, n'intervenant pas dans leur problème, je me contente de renvoyer au travail d'André (1876) sur la diffraction dans les instruments d'optique.

d'exacte mise au point est d'ailleurs assez limitée, plus petite très probablement que l'épaisseur même de l'objet, et il n'est pas sûr du tout qu'elle soit à une même hauteur pour deux points différents du contour de l'objet. Le plan focal de l'objectif ne devant présenter que dans des cas assez particuliers une coïncidence parfaite avec la surface d'exacte mise au point de toutes les régions de l'objet, il s'ensuit qu'avec des objectifs à très courts foyers on doit être d'une extrême prudence avant d'admettre une identité parfaite entre la structure réelle de tous les détails de l'objet, et ceux de l'image observée (1).

Les conditions permettant de réduire la part des franges d'interférence dans l'image de la limite de deux corps d'indices différents seraient facile à déduire de tout ce qui précède et concorderaient d'ailleurs parfaitement avec les propositions établies par Abbe pour l'obtention d'images correctes :

1^o Employer de courtes longueurs d'ondes, pour rétrécir les franges.

2^o Augmenter l'incohérence des vibrations incidentes en mettant l'objet dans l'image de la source au moyen du condensateur, et employer des sources polyphasiques non punctiformes.

3^o Augmenter l'ouverture du système optique.

4^o Peut être aussi faut-il éviter le monochromatisme, de façon à amener la neutralisation des franges les plus externes. C'est là une conclusion qui peut paraître paradoxale après les nombreuses recherches récentes sur la microscopie et la microphotographie en lumière monochromatique : mais il ne faut pas oublier que dans beaucoup de cas l'achromatisme assez imparfait de nos objectifs est peut être plus à craindre qu'une exagération des franges ; malgré tout, une certaine réserve me paraît prudente vis-à-vis de beaucoup de structures observées avec des objectifs très forts en lumière monochromatique.

Emploi des franges de Becke pour la mise au point

Si l'on utilise les franges de Becke pour l'étude des différences d'indices, réciproquement on peut s'en servir pour diagnostiquer une bonne mise au point dans une préparation.

L'application peut en être faite en microphotographie ; déjà utile pour la microphotographie en lumière blanche ordinaire l'emploi des franges de Becke pour la mise au point prend un réel intérêt dans l'ultra-violet. Nous renvoyons au chapitre consacré à ces derniers phénomènes pour les indications techniques à son sujet.

1. Ces questions de franges ont une importance considérable au point de vue de la physique cytologique. Beaucoup de détails d'organites microscopiques incolores ne nous sont connus que par les franges qu'ils provoquent ; c'est dire la valeur qu'il faut ajouter aux descriptions de leur structure interne.

CHAPITRE V

Les phénomènes de franges et les variations de l'indice à l'intérieur de la fibre musculaire striée

Les phénomènes des franges de Becke nous permettent de nous rendre compte de l'allure des variations de l'indice à l'intérieur de la fibre.

L'observation peut se faire assez facilement sur des fibres à très larges stries, telles que les fibres des muscles des pinces ou des pattes chez des Crustacés (Crangon, Pagure, Ecrevisse).

Elle doit nécessairement être accompagnée de repérages très précis à l'aide de la lumière polarisée, repérages effectués soit au moyen d'un oculaire à réticule, soit, ce qui est préférable, au moyen de corps étrangers (poudre de charbon) semés directement sur la fibre.

Il est, bien entendu, également nécessaire d'immerger la fibre dans un liquide isotonique d'indice voisin du sien, pour annuler ou diminuer les phénomènes de franges que pourraient provoquer des dénivellations de la surface.

Résultats

1° Il n'y a qu'un seul système de franges transversales de la fibre : il dépend de Z.

On observe au niveau de Z trois franges contiguës : une blanche bordée de deux noires ; les deux franges noires sont le plus souvent inégales. A mesure que la mise au point se relève, les deux franges noires s'écartent et la frange blanche s'étale.

Au moyen de repérages on constate que Z correspond à la limite entre une des franges noires et la frange blanche ; la frange noire la plus distante de Z est la plus faible.

Le système de franges s'inverse, bien entendu, pour un certain abaissement de la mise au point. Tout ceci concorde parfaitement

avec ce que nous établissons dans le chapitre théorique, relativement aux phénomènes de franges produites sur des discontinuités d'indices. Nous verrons un phénomène analogue dans ce chapitre de l'ultra-violet.

2° Il n'y a aucun système indépendant de franges autre que celui-ci, aucune frange en particulier subissant des déplacements discordants et venant par exemple croiser les premières.

3° En conséquence de ces deux premiers points, on peut conclure qu'il y a une discontinuité générale d'indices au niveau de Z, et qu'il n'y en a qu'à ce niveau.

En particulier, il n'y a pas de discontinuité générale d'indices dans la région qui correspondrait à la limite de Q en lumière polarisée. Comme les propriétés réfractives sont différentes à ce niveau de ce qu'elles sont dans la région I (puisque l'une est biréfringente et l'autre non), on doit donc en conclure que la variation globale d'indices au passage de l'un à l'autre est progressive : ou que tout au moins s'il y a d'autres membranes transversales dans la fibre (M ou T par exemple) leurs indices ne peuvent différer des indices des substances adjacentes que de quantités notablement inférieures à la quatrième décimale.

4° L'indice du système de propriétés discontinues que représente Z est supérieur à celui des substances qui le bordent. On s'en assure facilement avec le procédé de la lumière oblique (la frange noire opposée à la direction de la lumière augmente).

Divers points de ces phénomènes seront discutés dans le chapitre relatif aux images ultra-violettes, auquel nous renvoyons.

TROISIÈME PARTIE

IMAGES ULTRA-VIOLETTES. PHÉNOMÈNES DIVERS DE DIFFRACTION

CHAPITRE PREMIER

Images ultra-violettes de fibres musculaires striées

I. Considérations théoriques. — On sait tous les avantages que la microscopie peut retirer de l'emploi des radiations à courtes longueurs d'onde. D'après l'expression classique (Abbe, Lord Rayleigh) qui explicite le pouvoir séparateur d'un instrument d'optique en fonction des principales caractéristiques du système, on a :

$$e \geq \frac{\lambda}{2n \sin \alpha}$$

e étant la distance limite de séparation de deux points, λ la longueur d'onde, n l'indice de réfraction du milieu supposé homogène réunissant l'objectif à l'objet, et α le demi-angle d'ouverture de l'objectif, — quantité e qu'il y a évidemment intérêt à rendre la plus petite possible; cette condition aboutit à augmenter l'ouverture numérique ($n \sin \alpha$) de l'objectif, et à diminuer la longueur d'onde employée. Du premier point dérivent, comme on le sait, les objectifs à immersion homogène entrés maintenant dans la pratique courante, du second proviennent les importantes recherches de Köhler (1904) sur l'établissement d'une technique de microscopie ultra-violette.

Je n'insiste point sur ces faits, aujourd'hui classiques, et je me

contente de renvoyer le lecteur désireux de trouver une revue d'ensemble sur la question de la microscopie ultra-violette, aux mémoires de Köhler et à l'ouvrage de Cotton et Mouton (1906).

Je me contenterai de faire remarquer combien rares ont été jusqu'ici les applications histologiques de la méthode de Köhler : le nombre des publications à ce sujet est excessivement restreint. Cette rareté tient évidemment à des causes multiples : le prix élevé des appareils, du matériel de travail, et des frais courants, l'obligation d'utiliser la photographie pour les observations, technique dont les difficultés et les longueurs dans ce cas particulier n'encouragent peut-être point les histologistes. Probablement faut-il ajouter aussi les difficultés d'interprétations des résultats, difficultés qui, comme nous allons le voir, ne sont pas négligeables (1).

Dans le cas général d'un objet microscopique quelconque, l'emploi de l'ultra-violet a donc pour effet de reculer la limite inférieure de dimensions au delà de laquelle la forme et la structure de l'objet commencent à n'avoir plus de rapport avec les caractéristiques de l'image qu'on en obtient : en somme, de permettre de préciser à une approximation supérieure la structure géométrique de l'objet. Dans le sujet qui nous intéresse ici, la fibre musculaire striée, ces avantages prennent un intérêt très spécial : nous nous trouvons en effet dans un cas tout à fait particulier de la formation interférentielle des images, du fait que l'objet a une structure périodique ; la relation entre la structure réelle de l'objet et l'image devient alors particulièrement complexe. Il est à remarquer que la fibre musculaire striée possède à la fois une périodicité longitudinale (stries variées décrites par les auteurs) et une périodicité transversale (fibrillation), ce qui n'est pas fait pour simplifier le problème : c'est peut-être un des moins résolubles des matériaux cytologiques, en ce sens que c'est un de ceux dont les conditions favorisent au maximum les phénomènes interférentiels. L'ultra-violet reculant la limite, pourrait permettre jusqu'à un certain point de se rendre compte si certaines des grosses stries visibles en lumière ordinaire sont ou non immédiatement décomposables en groupes d'autres stries un peu plus fines, comme on a pu le penser *a priori* d'après les nombreux éléments

1. A titre d'indication de bibliographie générale pour l'histologie en lumière ultra-violette, je signalerai, outre les travaux de Köhler lui-même (1904) (où sont indiqués et figurés divers points très intéressants), et nos propres notes préliminaires (1909), les travaux de Dieck (1906) sur le tissu osseux ; ceux de Grawitz et Gruneberg (1906) sur le sang ; enfin celui de Meigs (1908) sur la fibre musculaire, mémoire sur lequel nous reviendrons tout à l'heure.

dits accessoires (N et ses composés, stries de Tourneux, M etc.) que les auteurs ont décrits dans divers types de muscles ; et si d'autre part la périodicité transversale montre également des harmoniques de plus en plus petites, comme le suppose la théorie d'Héidenhain.

A un point de vue plus général, les radiations courtes pourraient donner en outre la possibilité de confirmer ou d'éliminer l'hypothèse que certains détails de la préparation n'ont pas d'existence figurée, mais sont de simples stries d'interférence : un contrôle de la réalité de ces détails dérivant évidemment du fait que dans des comparaisons du même objet en lumière ordinaire et en lumière ultra-violette, leurs images se montrent de dimensions indépendantes de la longueur d'onde employée.

En dernier lieu, un point tout à fait intéressant résulte de ce que les radiations employées dans le dispositif Köhler (que nous avons utilisé) sont Cd 17 (275) ou Mg (280), raies qui coïncident avec les bandes générales d'absorption des albuminoïdes (292-262 Dhéré), il serait donc possible de retirer des résultats quelques renseignements complétant nos études précédentes sur l'absorption et sur la localisation de divers éléments de la fibre. Ces indications sont à notre point de vue beaucoup plus importantes que des différenciations de détails.

Malheureusement, comme nous le verrons, à côté de ces avantages incontestables se trouvent divers désavantages qui rendent l'interprétation des faits extrêmement délicate et empêchent peut-être de tirer de cette intéressante méthode tout le bénéfice qu'on en pourrait espérer.

II. Technique. — Nous avons eu l'heureuse chance de pouvoir utiliser au Collège de France l'installation complète de microscopie ultra-violette éditée par la maison Zeiss d'après Köhler et von Rohr, beau dispositif que M. le professeur F. Franck a eu la très grande complaisance de mettre à notre disposition dans son laboratoire ; qu'il nous soit permis de lui en exprimer ici notre très sincère reconnaissance. Les documents de ce travail ont été recueillis en collaboration avec M^{lle} Chevroton, préparateur au Laboratoire, dont la compétence photographique est bien connue, et à l'extrême obligeance de qui je me plais à rendre hommage.

L'appareil utilisé étant exactement celui déjà décrit par Köhler, nous en résumerons très rapidement la description, et nous n'insisterons que sur les détails de technique nouveaux que nous avons été amenés à introduire dans les manipulations.

a) *Source.* — La source est l'étincelle d'un excitateur à électrodes de Mg ou de Cd, en dérivation sur une batterie de huit condensateurs

de capacité totale de 0,016 Mfds. L'ensemble est alimenté par le circuit d'un transformateur fournissant de l'alternatif de 8.000 volts sur 2 à 5 ampères.

b) *Sélection des radiations.* — Les rayons issus de la source sont repris par un collimateur à lentille de quartz, qui les envoie sur un train de prismes, également en quartz, dispersant le faisceau : en somme cette partie de l'appareil est un monochromateur analogue à ceux utilisés usuellement, mais à pièces de quartz. Tout cet ensemble est disposé dans un plan horizontal. La radiation monochromatique choisie (Mg **280** ou Cd **275**) et repérée au moyen d'un écran fluorescent, est reprise par une dernière lentille qui fournit une image réelle de la source pour ce λ , et finalement redressée verticalement par un prisme à réflexion totale qui l'envoie dans le condensateur du microscope.

c) *Microscope.* — Tous les systèmes optiques du microscope, bien entendu, sont en quartz. Nous avons employé le condensateur à trois lentilles, l'objectif à immersion ayant 2 mm. 5 de distance focale, d'ouverture numérique 0,85, ce qui fait un pouvoir résolvant, relativement à l'objectif à sec parfait, de 1,70; je rappelle que ce rapport est celui des valeurs-limites de séparation e_o et e_x de l'objectif à sec idéal d'une part, d'ouverture numérique $NO_o = 1$ fonctionnant avec $\lambda_o = 575$ environ, et d'autre part de l'objectif étudié fonctionnant à λ_x et d'ouverture NO_x , soit par conséquent :

$$\frac{e_o}{e_x} = \frac{\lambda_o NO_x}{\lambda_x NO_o},$$

$$\text{dans le cas présent} = \frac{575.0,85}{275.1} = 1,70.$$

Pour les objectifs à immersion homogène ordinaire, d'ouverture 1,30, le même rapport serait par exemple :

$$\frac{575.1,30}{575.1} = 1,30.$$

En conséquence le rapport des valeurs-limites de séparation entre notre objectif à ultra-violet de 0,85 et un objectif à immersion homogène de 1,30 serait :

$$\frac{1,70}{1,30} = 1,3$$

ce qui signifie que l'objectif en quartz pourrait théoriquement séparer

des détails 1,3 fois linéairement plus petits qu'un objectif à immersion ordinaire dans les conditions usuelles.

Le liquide à immersion est une solution à base de glycérine d'indice $N_D = 1,456$. D'autre part, le quartz fondu que l'on emploie pour les objectifs, les oculaires et les lames à préparation, a, d'après Trommsdorff, des indices $N_D = 1,458$ et $N_{27,4} = 1,496$: la solution glycérinée préconisée par Köhler a probablement une dispersion sensiblement analogue. L'immersion est bien entendu, réalisée à la fois entre le condensateur et la préparation, celle-ci et l'objectif, et le même liquide à immersion est employé pour le montage de la préparation entre ses deux lamelles de quartz amorphe ou de verre UV.

Nous avons employé les deux oculaires à projection n° 7 et n° 10 qui donnent une image réelle de la préparation sur le châssis photographique à 25 cm. environ du niveau de l'oculaire.

d) *Technique photographique.* — La mise au point photographique se fait comme on le sait avec le chercheur fluorescent de Soret. C'est une opération assez mal commode, étant donné le peu de précision des images obtenues de la sorte. On en est réduit à prendre une mise au point approximative, et à faire une série de clichés en dérégulant la mise au point par petites quantités dans les deux sens et en comptant sur le hasard pour atteindre la mise au point exacte. Cependant les variations de mise au point sont suffisamment considérables pour un faible déplacement, par suite la petitesse du λ , pour qu'il soit nécessaire de ne décaler la vis micrométrique que par très petites quantités avec une grande prudence; bien souvent l'on constate à la fin de la série de clichés que la région de bonne mise au point est malencontreusement tombée entre deux clichés successifs, voir même en dehors de la série.

Nous avons pu souvent restreindre le champ de recherches en utilisant les franges de Becke, soit à l'oculaire fluorescent pour obtenir directement la mise au point plus exacte, soit sur les clichés eux-mêmes pour calculer une rectification de cette mise au point; si en effet nous faisons un premier cliché légèrement au-dessus de la bonne mise au point, la vis micrométrique étant à une cote X_a , un second cliché légèrement au-dessous et de cote X_b et que dans ces clichés les largeurs des franges de Becke supérieures et inférieures du détail intéressant soient dans un rapport $\frac{a}{b}$, la mise au point exacte X_m sera sensiblement voisine de la cote :

$$X_m = \frac{aX_b + bX_a}{a + b} ;$$

cela résulte de la théorie que nous avons donnée dans la seconde partie, en y introduisant toutefois l'approximation de considérer les franges de Becke supérieures et inférieures comme très voisines de la symétrie par rapport au plan d'exacte mise au point. Il serait d'ailleurs possible d'introduire un coefficient de correction, si l'on connaissait approximativement la différence d'indices au voisinage de la limite, par un calcul d'asymétrie analogue à celui que nous avons donné dans la seconde partie. Cette différence d'indices pour des muscles, assez fortement déshydraté par l'hypertonie de la glycérine, est voisine de $N_{\text{muscle}} - N_{\text{glycérine}} = 1,54 - 1,46 = 0,08$ pour le spectre visible.

Ce procédé réduit en tout cas considérablement la zone d'indécision. On pourrait également employer un châssis incliné sur l'axe optique pour déterminer la position d'exacte mise au point.

e) *Préparations.* — Les préparations étaient des dissociations montées dans la glycérine servant à l'immersion, et intercalées entre deux petites lamelles de quartz amorphe ou de verre UV. L'ensemble étant luté sur un porte-objet spécial à centre perforé imaginé par M^{lle} Chevroton, permettant de transporter facilement tout le système et d'utiliser la même préparation dans les diverses comparaisons avec la lumière ordinaire et la lumière polarisée. Nous avons préféré comme médium de montage la solution glycéro-zeiss, fortement hypertonique, aux solutions aqueuses salines, dont l'indice beaucoup trop faible (1,34 environ) nous eût fait perdre une bonne part des bénéfices de notre ouverture numérique. Dans l'état actuel de nos connaissances l'inconvénient résultant de l'hypertonie du médium ne peut être évité : les liquides permettant d'obtenir une solution isotonique d'indice 1,46 n'étant guère transparents pour ces radiations.

III. Bibliographie. — Le premier travail où il est fait mention de l'emploi des radiations ultra-violettes pour la fibre musculaire est à notre connaissance, celui de Meigs (1908) sur les muscles alaires de la Mouche. Meigs a tenté une comparaison fort intéressante, entre des fibres fraîches et des fibres colorées par les procédés usuels, mettant en évidence diverses perturbations qui résultent de ceux-ci. Nous n'insisterons pas sur cette comparaison, qui est en dehors de notre sujet, et nous n'envisagerons du mémoire de Meigs que la partie relative à l'ultra-violet et aux images des fibres non colorées obtenues par cette technique. Malheureusement, Meigs est extrêmement sobre sur les procédés employés par lui pour ses photographies, et sur son dispositif d'ultra-violet : « In the observation of my specimen I have been

very much helped by having photographs taken of them by ultra-violet light ». Aucune indication de longueur d'onde, ni même de radiations sélectionnées. La seule indication précise est la suivante : « the photographs, on which all the details of the observations are based, are the work of Dr Köhler, who devoted many hours of his valuable time and the facilities at the disposal of the Zeiss works to their production ». Il est donc probable que c'est le dispositif de Köhler lui-même qui a été employé, mais cette incertitude est regrettable, étant donné que certaines des photographies sont très remarquables et pourraient donner des interprétations intéressantes.

Les préparations non colorées de Meigs étaient montées, soit dans NaCl à 0,7 0/0, soit dans un mélange à parties égales de blanc d'œuf et de NaCl à 2 0/0. Les photographies les plus intéressantes à notre point de vue sont les figures 1 et 2 de la planche I, qui représentent des « sarcostyles » de Mouche étalés au repos. Nous laissons en effet de côté pour le moment les aspects de contraction et leur théorie. Voici à peu près textuellement les passages de la description correspondant à ces figures :

Le sarcostyle est traversé à intervalles de 3μ par des lignes sombres bien marquées (1). Au milieu de l'intervalle de deux de ces lignes sombres, une ligne beaucoup plus faible est quelquefois perceptible (marquée $[M + k]$ sur les photographies). Il est à noter que sur l'un ou l'autre côté de la ligne la plus sombre, une ligne brillante apparaît quelquefois, mais d'apparence irrégulière (2). Il y a des cas où elle est invisible, et elle est très variable d'étendue et d'éclat ; ces faits, en relation avec celui que la ligne brillante apparaît sur un côté seulement de la ligne sombre, justifient pleinement l'hypothèse que cette ligne brillante n'est pas l'indication d'une troisième substance du sarcostyle, mais probablement celle d'une réflexion à la surface de contact entre la substance de la ligne sombre et la substance du sarcostyle. Aux observations microscopiques directes (3) on met en évidence que si le tube du microscope est relevé progressivement au-dessus du point où le sarcostyle est au foyer, le sarcostyle apparaît ordinairement, d'abord comme un corps beaucoup plus brillant que le médium environnant, traversé par d'étroites lignes

1. Ce sont les stries Z.

2. Ce sont évidemment les franges de Becke, sur lesquelles nous insistons plus loin.

3. En ultra-violet monochromatique, à l'oculaire de Soret, ou en lumière blanche sans sélection de radiations ? Ce mémoire est très sommaire au point de vue des indications techniques.

brillantes, et bordé de lignes sombres dans le médium avoisinant les bords. Cette apparence se maintient jusqu'à un point pour lequel les étroites lignes brillantes deviennent brusquement plus sombres que le reste du sarcostyle, et, inversement, les zones sombres marginales deviennent brillantes (1). Meigs convient d'appeler J cette ligne brillante bordant la strie Z, et *h* celle bordant M. L'examen du muscle frais montre l'existence d'au plus trois substances différentes dans le sarcostyle, d'abord, celle des bandes Q, qui occupe au moins les 9/10 et probablement plus exactement les 19/20 du volume total du sarcomère, ensuite, la substance des disques Z, enfin celles des lignes M.

Les apparences de J et *h* correspondent exactement à celles que l'on voit quand une aiguille de verre est examinée dans l'eau à un faible grossissement, et ne donnent aucune indication évidente sur l'existence des substances additionnelles.

Meigs ayant convenu d'appeler J cette strie brillante, admet donc consciemment l'identification du disque clair des auteurs à une frange de réflexion totale, et considère comme Q tout l'intervalle compris entre deux Z successifs (M excepté) (2). Le malheur est que l'on ne sait pas dans cette partie du mémoire de Meigs qu'il s'agit de lumière blanche, de lumière ultra-violette sélectionnée, ou des deux. Je rappelle qu'en lumière blanche, et nous l'avons indiqué dans une partie précédente, on peut faire apparaître des franges de Becke sur les bords de la membrane Z, mais ces franges sont parfaitement indépendantes de l'existence de disques I : ou, ce qui revient au même, le disque clair des auteurs est bien une réalité et le disque sombre Q n'occupe pas du tout l'intervalle complet entre deux Z. Dans tous les cas, et même dans les muscles thoraciques d'insectes, où la striation n'a pas toujours la belle netteté qu'elle présente dans leurs pattes par exemple, il y a bien dans le segment musculaire deux régions différentes, et le chapitre précédent sur l'absorption en donne une preuve de plus : s'il n'y avait pas de différenciation d'une région Q bordée de deux régions différentes, l'absorption n'aurait pas donné des résultats dissemblables dans les spectrogrammes en lumière polarisée et en lumière naturelle. L'étude de la fibre en lumière polarisée montre d'ailleurs à Meigs un fait que nous avons indiqué également (1909) et que l'on trouvera

1. Tout ceci est évidemment relatif à des franges de Becke et se comprend sans aucune difficulté après le chapitre théorique que nous avons donné dans la seconde partie.

2. Meigs insiste encore sur cette opinion dans sa comparaison des muscles frais et colorés, où il considère que l'apparition de J dans ceux-ci est le résultat des altérations produites par les réactifs.

discuté dans la partie spéciale relative à la biréfringence, c'est que la biréfringence n'est pas uniforme dans le « segment », de la fibre striée, et qu'il y a bien dans le milieu du segment une région qui a des propriétés optiques différentes des bords du même segment au voisinage de Z. La nomenclature de Meigs ne paraît donc pas coïncider du tout avec les données classiques et les nôtres, par l'extension qu'elle donne à la bande sombre.

Tout ce que l'on peut donc tirer du mémoire de Meigs au point de vue des réactions de la striation en lumière ultra-violette, c'est que : 1° les stries Z et des stries M apparaissent en sombre, et qu'il n'y a point de différenciations d'absorption sensibles dans les espaces compris entre un Z et un M successif, pour le λ inconnu que Meigs a employé ; 2° des phénomènes optiques spéciaux produisent des inversions de stries (voir la figure 2 de la planche I de Meigs, où c'est particulièrement net pour Z) qui de sombres deviennent claires lorsque la mise au point change ; ils produisent aussi des stries blanches dans le voisinage de Z et de M.

Une note préliminaire de Chevreton et Vlès (1909) où cette fois les constantes optiques sont indiquées, confirme, complète ou rectifie diverses indications de Meigs pour les λ 280 et 275. Cette note donne en outre une courte explication des phénomènes d'inversion, par l'existence de maxima et de minima de franges très voisins de l'objet, et arrivant à noyer celui-ci. Il est à noter que quelques-unes des photographies que nous avons présentées, à cette occasion, à la Société de Biologie ont été communiquées au docteur Köhler lui-même qui a bien voulu les trouver réussies et intéressantes.

IV. Résultats. — *Matériel.* — Nous avons employé comme matériel des fibres musculaires de l'intestin terminal de l'Ecrevisse (*Astacus fluvialis*) et des pattes de la Mouche (*Musca domestica*) ; ces éléments sont, comme on le sait, caractérisés par leur striation très large et bien décomposable.

Résultats. — a) *Aspect général* (pl. III, IV). — Les fibres se présentent dans leur ensemble comme fortement plus sombres que le fond du champ ; il y a à leur niveau une absorption générale très nette et très intense, qui n'a d'ailleurs rien pour nous surprendre étant donné le λ employé (il tombe dans les bandes générales des albuminoïdes). Les noyaux, qui apparaissent dans l'axe des fibres pour les pattes de Mouche et sur leurs bords pour l'intestin d'Ecrevisse, ont une absorption encore beaucoup plus intense, et, dans la Mouche en particulier, se projettent en noir sur le reste de la fibre. Nous reviendrons plus loin sur l'interprétation de ces aspects d'absorption. Dans la Mouche, la

région axiale où se trouvent les noyaux présente souvent un aspect grossièrement granuleux et irrégulier, qui est peut-être la projection de la colonne sarcoplasmique centrale.

Les bords des fibres, outre les franges de Becke marginales assez intenses et de diverses natures sur lesquelles nous reviendrons également plus loin, présentent des dénivellations qu'il est important de considérer pour élucider le rôle de la réflexion totale. Ces dénivellations dues, soit à des états de relâchement ou de contraction différents, soit à l'action hypertonique du médium, sont de trois sortes (fig. 32 *b*) :

1° La fibre peut être *renflée* en sortes d'anticlinaux successifs, le fond de l'espace séparant deux anticlinaux voisins étant occupé par une strie très sombre, que des repérages comparatifs très précis d'une même préparation en lumière blanche naturelle ou polarisée et en ultraviolet nous ont montré correspondre à Z. Le renflement porte donc sur le milieu du segment musculaire, et Z en représente la région la plus étroite.

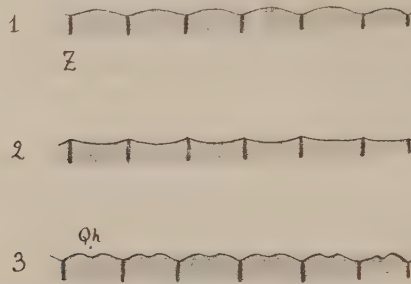


Fig. 32 *b*. — Schéma des dénivellations des bords des fibres striées.

1, segment renflé ; 2, segment déprimé ; 3, segment à dépression médiane, à dénivellation double.

2° Le bord de la fibre peut être déprimé en synclinaux successifs, la strie Z obscure étant comprise entre deux dépressions voisines ; Z représente alors la région la plus large du segment musculaire.

3° Le bord de la fibre peut présenter des dénivellations plus complexes : un renflement entre deux Z, interrompu au milieu par une petite dépression, un anticlinal dont la charnière serait affaissée. Cette dépression médiane correspond à peu près à la région Qh des préparations en lumière blanche.

Il est infiniment probable que les dénivellations observées sur le profil d'une fibre correspondent à des dénivellations analogues sur la surface regardant l'objectif.

b). *Striation*. — Comme nous venons de le dire, nous avons établi les homologies de nos stries par repérages comparatifs d'un même point d'une préparation par les différents procédés optiques que nous avions à notre disposition. Les chances d'erreurs de notation sont donc sensiblement éliminées.

La fibre musculaire présente, en lumière monochromatique de $\lambda = 280$ ou 275 , une structure de périodicité longitudinale comparable à celle qu'elle offre en lumière blanche ordinaire. L'élément le plus apparent est Z. Lorsque les conditions de mise au point sont bien remplies (ce dont on peut s'assurer par l'approche des minima des franges de Becke sur les bords de la fibre) (1), Z se présente en sombre; cette strie est souvent sinueuse, quelquefois aussi granuleuse et accompagnée sur ses deux faces de granulations irrégulières. A vrai dire, malgré que certains auteurs aient signalé des granulations dans cette région de fibres d'Insectes (pour des préparations faites par les techniques usuelles), j'hésiterais à me prononcer sur la réalité histologique et la signification de cet aspect.

L'intervalle séparant deux Z successifs présente en général un aspect assez uniforme avec très peu de différenciations d'absorption, ainsi que Meigs l'avait déjà remarqué. Nous en concluons, non que le disque Q s'étend d'un Z à l'autre comme le veut cet auteur, mais que la substance absorbant λ **280-275** est à peu près uniformément répartie dans le « segment », et qu'elle ne correspond point par conséquent exclusivement au disque Q tel qu'on peut le définir en lumière blanche naturelle ou polarisée.

1. Il est essentiel en effet de noter, pour la théorie des franges de Becke, que d'une manière générale la mise au point exacte de la striation ne correspond pas nécessairement à la mise au point de la fibre : celle-ci étant un cylindre à section plus ou moins aplatie perpendiculairement à l'axe du microscope, sera au point, c'est-à-dire aura des franges de Becke minima sur ses bords, lorsque le plan focal de l'objectif renfermera l'axe de symétrie de la fibre : la striation au contraire sera au point lorsque le plan focal sera approximativement tangent à la surface de la fibre regardant l'objectif, c'est-à-dire lorsque les bords de la fibre auront encore des franges de Becke supérieures. On se rend facilement compte de tout cela en envisageant une fibre inclinée sur le plan focal, ou se projetant sur un châssis photographique incliné, de telle sorte que les bords de la fibre possèdent à une extrémité du champ les franges de Becke supérieures, à l'autre extrémité des franges de Becke inférieures : en suivant les variations de mise au point sur cette fibre, on constate que la région de mise au point exacte de striation de la fibre se trouve décalée vers la première extrémité de la fibre par rapport au minimum des franges de Becke sur les bords de celle-ci. Ces faits quoique dépendant évidemment comme dimensions du λ employé, sont vrais aussi bien en lumière blanche qu'en ultra-violet.

Malgré son uniformité le segment de Z à Z présente souvent de légères différenciations, qui soulèvent des problèmes assez complexes. Les disques clairs l'ont-ils une existence à ce λ ? On a vu plus haut l'opinion très catégorique de Meigs, qui les homologue à des franges de réflexion totale.

Dans nos photogrammes et même pour les régions de ceux-ci paraissant très près d'une mise au point exacte, il y a presque toujours des deux côtés d'une strie sombre Z, de légères différenciations un peu plus claires que le reste du segment. Ces bandes claires sont souvent bordées du côté opposé à Z, par une assez fine bordure plus sombre, quelquefois un peu granuleuse. Tout cela, évidemment, ressemble beaucoup à une description de franges de Becke : ombre géométrique ou frange noire centrale, franges blanches de bordure, franges noires externes.

L'analogie s'accroît encore du fait que dans certaines régions des préparations, tout cet ensemble de zones sombres et brillantes devient fortement asymétrique par rapport à Z : d'un côté de Z, forte zone blanche, avec faible bordure sombre extrême; de l'autre côté, zone blanche assez réduite, mais avec forte bordure sombre externe. Au point que cet ensemble peut faire illusion, et paraître une inversion de la striation : il semble que l'on ait Z en clair, bordé de deux zones sombres. Or, cet aspect correspond le plus souvent aux dénivellations du troisième ordre dont nous avons parlé plus haut (dénivellations doubles) et il est facile en se reportant aux bords la fibre de constater que la prétendue membrane Z inversée est décalée sur le côté de la position normale qu'elle devrait occuper, et que le Z véritable correspond à l'une des bordures sombres de la frange blanche équivoque (et plus précisément à l'intersection de la bordure sombre et de la frange blanche) (fig. 33); tout se passe dans ces dénivellations comme si l'un des flancs du creux au fond duquel se trouve Z, était éclairé, et l'autre flanc assombri. Cet aspect se comprend facilement par la théorie des franges. Le rayon lumineux n'est pas parallèle à l'axe optique du microscope, et les deux flancs en regard d'une dénivellation présentent à ce rayon deux combinaisons d'azimuts très différents des discontinuités d'indices (fibre-liquide, et liquide-fibre), que nous avons envisagées dans le chapitre théorique. Bien entendu, un écart de mise au point accentue ce phénomène, les franges arrivant alors à noyer la strie elle-même et pouvant subsister seule (1).

1. C'est ce fait que nous avons signalé dans notre préliminaire. Cette disparition de Z noyé par la frange blanche qui lui est adjacente existe

Si la chose est exacte, nous devons retrouver pour la dénivellation médiane correspondant à Qh , un aspect analogue : c'est ce qui se produit en effet. Nous avons signalé, dans notre note préliminaire l'existence vers la région Qh d'une zone pâle très instable, que nous donnions comme probablement due à des réflexions sur une dénivellation hypo-

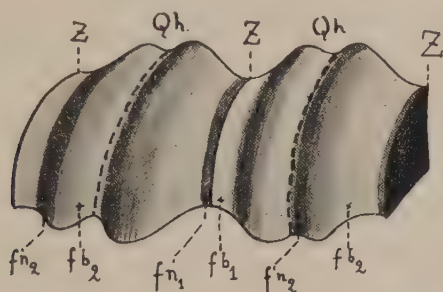


Fig. 33. — Schéma des rapports des zones sombres et brillantes avec les stries et les dénivellations de la fibre.

fn_1, fn_2 , franges noires, fb_1, fb_2 , franges blanches.

thétique, et que nous rapprochions des phénomènes de réflexion indiqués par la lumière polarisée pour la même région. Meigs, sur un des côtés de la strie sombre qu'il appelle M, distingue une strie claire asymétrique.

Une étude approfondie de la région Qh sur nos photographes montre qu'ils possèdent bien à ce niveau, comme le matériel de Meigs, une association d'une région sombre et d'une frange blanche ; seulement, si l'on effectue des repérages précis au moyen de la position des membranes Z rectifiée comme nous venons de l'indiquer, on constate que le milieu du segment réel ne coïncide pas exactement avec la strie noire, mais tombe à l'intersection de celle-ci et de la frange blanche, et que ces deux franges, noire et blanche, représentent chacune un des flancs de la dénivellation médiane du segment (1).

Nous avons donc encore affaire ici à des franges de Becke.

aussi dans d'autres types de dénivellation, mais dans tous les cas avec un écart de mise au point. On remarque très bien cet écart dans les photographies de Meigs, en suivant les inversions des franges de Becke des bords de la fibre.

1. Cela, évidemment, ne tend pas à dire que M n'existe pas dans les préparations de Meigs, qui sont d'un matériel différent des nôtres, mais il serait curieux de faire des repérages analogues sur ses propres clichés.

Il est intéressant de rechercher ce que deviennent ces aspects pour les diverses sortes de dénivellations de la fibre. Or, dans le type de dénivellation où le segment est uniformément renflé, sans dépression médiate, nous n'avons pas trouvé de différenciation au niveau de Qh ; il ne paraît guère y en avoir non plus dans le type à segment déprimé qui représente la fibre au maximum de relâchement. Il nous semble donc que nous puissions conclure que pour notre matériel (surtout les pattes de Mouche) et pour notre λ (275-280), il n'existe pas de différenciations d'absorption au niveau de Qh , et que les aspects s'y montrant dérivent des franges formées sur des dénivellations périphériques.

Pour les pseudo-régions I, la chose est moins nette. Il est hors de doute, comme nous l'avons montré plus haut, que les franges de Becke jouent un rôle très important dans les aspects produits à ce niveau. Mais n'y a-t-il que des franges de Becke? C'est une question très délicate, et pour laquelle on ne peut répondre qu'avec toutes réserves; lorsqu'on examine une même région d'une préparation à travers une série de photogrammes pris avec des mises au point variables, et que l'on suit la diminution des franges de Becke à l'approche de la mise au point exacte, on a quelquefois l'impression que *quelque chose subsiste* à la disparition des franges. Sont-ce des franges sous-jacentes ou une diminution d'absorption? La chose ne me paraît pas possible à décider dans l'état actuel de nos recherches. En tout cas les granulations fréquentes que montrent ces clichés dans cette région autorisent peut-être à dire que le segment ne se comporte pas comme absolument homogène d'un bout à l'autre pour ce λ et que le centre du segment est peut-être différent de ses bords. Les personnes qui ont travaillé par elles-mêmes la photographie ultra-violette comprendront, sans que nous insistions, les raisons de l'extrême réserve que nous nous imposons dans ces sujets.

Un point très important à signaler est, dans les fibres de pattes de Mouche, la remarquable périodicité transversale que l'on voit sur quelques clichés. Il semble que l'on ait affaire à une belle fibrillation, particulièrement nette dans les régions médianes des segments. Quelquefois ces pseudo-fibrilles traversent plusieurs segments à la file, se continuant par-dessus les Z, et présentant des deux côtés de ceux-ci les régions blanches dont nous avons parlé. Mais je n'ai aucune confiance dans la réalité histologique de ces pseudo-fibrilles; il est à remarquer combien elles sont régulières, distinctes l'une de l'autre, combien elles paraissent égales les unes aux autres en épaisseur, même si l'on compare les bords d'une fibre à son centre. Or dans ce cas, par suite de la structure cylindroïde de la fibre, les fibrilles du bord devraient se pré-

senter en projection dans le plan focal comme très différentes de celles du centre. Dans les régions tourmentées des préparations, les pseudo-fibrilles conservent leur belle netteté, et, si elles ne sont plus régulièrement parallèles et si l'on en voit dans certains groupes qui se dichotomisent, elles sont loin de présenter les croisements irréguliers et les chevauchements que l'on a coutume de voir soit dans les colonnettes, soit dans les fibrilles des dissociations des pattes de Mouche. Enfin, dernier caractère très important, elles ont leur maximum de netteté lorsque le plan focal est situé au-dessous de l'axe de la fibre, ainsi qu'on peut le mettre en évidence par les franges de Becké des bords de celle-ci (Ce bord a une large frange blanche externe dans ces régions, ce qui signifie, la fibre ayant un indice plus fort que la glycérine, que le plan focal est dans la nappe de franges inférieures pl. III).

Toutes ces considérations font que ces pseudo-fibrilles doivent être regardées sans presque aucune hésitation, comme des franges d'interférence. Certes, il est bien certain que leur présence *relève d'une structure périodique fondamentale*; mais nous ne pouvons pour le moment en tirer aucune donnée histologique sur les caractéristiques de la périodicité transversale qui les produit et en particulier sur la valeur de sa période. Peut-être s'agit-il des fibrilles moléculaires d'Heidenhain, peut-être s'agit-il simplement des colonnettes que l'on connaît dans les fibres de pattes de Mouche, peut-être s'agit-il de tout autre chose, ce sont, à l'heure actuelle, de pures hypothèses sans aucun fondement.

C. Interprétation. — Tout cela fait beaucoup de points d'interrogation, et le nombre de résultats certains est extrêmement petit. Voici quels sont ces résultats :

1° Les fibres musculaires striées que nous avons étudiées présentent pour λ **280-275**, une périodicité longitudinale dont la « période fondamentale » a une longueur comparable à celle qu'elles présentent en lumière blanche de λ **575** environ. Des mesures comparatives faites sur de mêmes régions avec ces deux λ montrent que les différences d'un même segment dans les deux cas sont inférieures à 5 0/0, c'est-à-dire de l'ordre des erreurs de mesure. Ceci démontre à l'évidence, sans qu'il soit besoin d'insister, que la dite période fondamentale de Z à Z dépend bien d'un substratum réel, l'emploi de deux λ variant de simple au double devant, en cas d'origine interférentielle amener corrélativement une variation du même ordre de la période en question.

2° La fibre absorbe d'une manière à peu près uniforme les λ **280-275**. Ceci est presque évident *a priori*, ce λ tombant dans les bandes générales des albuminoïdes. Tout ce qu'on peut en déduire, c'est qu'il

n'y a peut-être pas « surconcentration » de radicaux absorbant ces bandes dans le milieu du segment.

3° Deux sortes de corps dans la fibre ont une réaction différente, les stries Z et les noyaux.

Pour les stries Z, la réaction sombre qu'ils donnent, lorsqu'ils sont au point, dérive-t-elle de l'absorption ou seulement de l'absence de traversée par les rayons lumineux du fait que ceux-ci subissent des réflexions à leur surface? Il est très difficile de le dire. Il est certain que la strie Z se trouve être pour ce λ comme pour les autres, d'un indice différent de celui des régions adjacentes, ainsi que le montrent les franges de ses bords, et il est probable que cet indice est supérieur, tout au moins pour les conditions où se trouvent les fibres dans nos préparations. Ce sont des indications qui permettent de penser, mais avec toutes les réserves possibles, que les pertes par réflexion sont peut-être moins importantes que les pertes par absorption.

L'absorption intense des noyaux est très intéressante, et comme on le sait, n'est pas spéciale à la fibre musculaire. Il est curieux de remarquer, dans certaines photographies, que ces noyaux paraissent avoir une frange blanche externe lorsque la mise au point est sensiblement au-dessus d'eux, ce qui laisserait croire que dans les conditions où nous nous trouvons, ces noyaux ont peut-être une *couche périphérique d'indice inférieur au sarcoplasme environnant*. Ce point est tout à fait curieux étant donné la grande concentration moléculaire qui provoque leur absorption (4).

4° La fibre possède un système de périodicité transversale, sans qu'il soit possible pour ce λ de préciser la période de ce système (il est possible que ce soient les colonnettes bien connues dans les fibres de pattes d'insectes, qui représentent cette périodicité, mais ce n'est pas démontrable directement).

d). *Conclusions.* — Comme on le voit, la grande difficulté de la technique ultra-violette réside dans l'interprétation des phénomènes observés, interprétation qui demande les réserves les plus extrêmes et la prudence la plus méticuleuse. Nous avons ici sans aucun doute une

1. Ce fait que l'indice du noyau est inférieur à celui du cytoplasme n'est pas spécial à la fibre musculaire, ni aux petits λ : nous l'avons retrouvé pour le spectre visible dans des noyaux d'œufs à l'état de repos, des amibes, etc. Il est contraire aux opinions courantes des histologistes, mais sur quelles méthodes d'observations sont appuyées celles-ci? — Il est curieux de rapprocher de ce fait celui signalé par Lyon (*Archiv. für Entwicklungs Mechanik* 1907) : la densité du noyau paraît inférieure à celle du cytoplasme (expériences de centrifugation des œufs d'oursins).

exagération de phénomènes parasites d'interférence particulièrement intéressante en présence de la petitesse du λ employé, petitesse qui aurait au moins pour effet de diminuer l'importance des phénomènes de diffraction (1). En nous reportant à une partie précédente de ce travail, relative à la structure des franges des milieux optiques, nous voyons qu'il y a lieu de se demander si la cause de cette exagération n'est pas dans le monochromatisme. Il est certain que le monochromatisme a de grands avantages, par les conditions toutes spéciales qu'il donne au point de vue du calcul des objectifs, il est certain que l'on peut arriver par lui à un aplanétisme tout à fait remarquable, que l'on aurait du mal à obtenir par les systèmes optiques polychromatiques dans lesquels les conditions d'achromatisme ne peuvent matériellement pas être remplies rigoureusement. Mais cet avantage n'entraîne-t-il pas des désavantages imprévus, et la peur d'un mal ne nous fait-elle pas tomber dans le pire? Il serait extrêmement intéressant, pour mettre au point ces importantes questions, de combiner un dispositif de microscopie ultra-violette, à objectif de correction moins parfaite mais moyenne pour un petit groupe de radiations ultra-violettes, et employant si possible une source moins punctiforme et de phases peut-être moins cohérentes qu'une étincelle: conditions telles qu'on pourrait les établir, par exemple, dans un dispositif où la source serait un arc au mercure, et où un écran du genre des écrans de Wood-Kalahne, ne laisserait filtrer du faisceau lumineux qu'une certaine région du spectre ultra-violet. Dans l'état actuel de nos connaissances, ces conditions ne seraient pas impossibles à réaliser, et il serait intéressant qu'on les tentât, pour voir si elles ne renferment point la minime indication de perfectionnement qui permettrait de tirer de la belle technique de Köhler tout l'admirable parti qu'on est en droit d'en espérer.

1. Voir à ce sujet les diatomées reproduites dans les mémoires de Dierck : les franges d'interférence y sont superbes.

CHAPITRE II

Diffraction

Les réseaux musculaires : spectres de diffraction produits par les fibres striées

Historique. — Ranvier (1874-1880) a montré le premier que les fibres musculaires striées, employées en guise de réseaux, donnent des spectres de diffraction très remarquables. Il a tiré de ce phénomène d'ingénieuses applications à l'étude de la contraction musculaire, dans deux expériences fondamentales qui tendent à démontrer l'inexistence du stade homogène décrit par Merkel dans la striation d'un muscle en train de se contracter.

Voici un résumé de ces deux expériences :

Ranvier opère sur le couturier de la Grenouille, qu'il détache soigneusement de ses deux insertions en évitant autant que possible de léser les fibres elles-mêmes. Le muscle, rattaché par ses deux extrémités à deux bornes dépendant du circuit excitateur, est en état de tension lâche, de façon à réaliser une sorte de dispositif de contraction isométrique. L'ensemble de l'appareil est placé au fond d'une chambre dont les volets sont mi-clos, délimitant un faisceau lumineux qui est reçu par la préparation, et l'observateur, placé en arrière du muscle, repère à l'œil les spectres de diffraction. Lorsque le muscle se contracte à la fermeture du courant, Ranvier constate que les spectres symétriques s'écartent jusqu'à une position donnée, où ils demeurent tant que dure l'état de contraction ; lorsque cet état cesse, les spectres se rapprochent et reviennent à leurs positions primitives. Du fait que les spectres s'écartent, Ranvier conclut que les stries se rapprochent ; du fait qu'il les observe d'une manière continue avant, pendant et après la contraction, il admet que la striation n'a point subi de modifications pendant toute la variation de ces états physiologiques, et en particulier qu'il n'existe point de stade homogène où la striation disparaît comme le veut Merkel.

Dans une seconde expérience, le muscle est exactement tendu entre les bornes, de façon à empêcher toute déformation pendant la contraction. A l'excitation, Ranvier constate que les spectres demeurent invariables, il en conclut que la striation a gardé la même valeur pendant toute l'opération et ne s'est modifiée à aucun moment.

Renaut (1884) relatant les expériences de Ranvier, admet que les spectres sont produits par les stries Q uniquement, du fait que des fibres traitées par la glycérine formiquée ou acétisée à 1 0/0 — où Q a par conséquent été plus ou moins dissous et Z subsiste seul — lui paraissent présenter la disparition des spectres.

Mascart, dans son traité, signale seulement le phénomène des spectres musculaires sans aucun commentaire.

Critique. — On peut faire à l'interprétation des expériences de Ranvier deux objections, l'une physique, l'autre physiologique :

1^o *Objection physique.* — Est-on *a priori* en droit d'admettre que les réseaux musculaires se comportent comme les réseaux ordinaires utilisés en physique ? On sait que les réseaux classiques sont constitués suivant l'une ou l'autre des deux lois suivantes :

- a) Réseaux dont les intervalles fondamentaux sont tous identiques ;
- b) Réseaux dont les intervalles fondamentaux varient suivant une progression continue (arithmétique, géométrique, etc.).

Un certain nombre d'espèces de fibres musculaires striées, le type le plus simple ($Q + 2I$) répondent directement à la première loi, et il ne paraît pas y avoir de raisons *a priori* pour qu'ils ne se comportent pas comme nos réseaux plans classiques. Mais ce n'est pas à ce type simple que Ranvier s'est adressé : dans les muscles de Vertébrés qu'il a pu employer, ainsi que dans les muscles d'Arthropodes et dans quelques autres cas, on sait que la striation acquiert une plus grande complexité et répond à une loi complètement différente. Ce sont des réseaux dont les intervalles fondamentaux varient suivant des lois périodiques. Nous pouvons avoir alternance de deux sortes d'intervalles fondamentaux différents (disque sombre Q + disque clair I, disque mince Z + disque clair I), de trois sortes d'intervalles fondamentaux lorsque Q est divisé en deux par la strie claire Qh , et même d'un nombre plus considérable encore lorsque peuvent apparaître les fameuses stries accessoires N, M, T, etc.

Ranvier n'a point jugé nécessaire d'envisager que les phénomènes de diffraction pussent prendre dans de tels systèmes des caractères particulièrement complexes, et que leurs conséquences risquaient de modifier considérablement l'interprétation de ses expériences. Celles-ci

conservent évidemment un intérêt qualitatif, mais il semble qu'au point de vue quantitatif, dans le dispositif assez rudimentaire employé par lui, l'ordre de grandeur des faits à observer pouvait bien être inférieur à l'approximation expérimentale.

2^o *Objection physiologique.* — Les expériences de Ranvier sont faites au simple examen oculaire. Or si le passage du muscle par un stade homogène a une durée inférieure à la persistance rétinienne des images, les modifications des spectres pourraient passer inaperçues : beaucoup de choses peuvent se modifier en moins d'un dixième de seconde dans une contraction musculaire ! L'enregistrement paraît absolument indispensable à une telle étude.

Que peut-on attendre de l'examen des spectres de diffraction des fibres musculaires ? La théorie du problème qui nous intéresse n'a pas été, à ma connaissance, envisagé jusqu'ici dans les formes particulières qui s'appliquent au muscle. Le problème qui s'en rapproche le plus — et qui en est encore assez éloigné — est celui des réseaux plans construits avec une machine à diviser qui possède une erreur périodique : nous reviendrons plus loin sur les travaux de Rowland et de Cornu à ce sujet. Pour le moment nous allons donner de nos réseaux à lois périodiques une théorie élémentaire d'après la méthode de calcul bien connu de Babinet. Nous envisagerons ensuite divers points de détail que cette méthode ne précise pas. Les résultats de nos mesures seront donnés au courant de l'exposition.

Théorie élémentaire des phénomènes de diffraction dans les réseaux à plusieurs systèmes d'intervalles fondamentaux. — a) *Réseaux à deux systèmes d'intervalles fondamentaux.* — Soit un réseau formé de l'alternance régulière de deux intervalles fondamentaux, $a + b = \mu$, et $d + c = \rho$; b et d étant les traits opaques du réseau, a et c les intervalles (fig. 33 *b*). Etsoit une onde lumineuse plane incidente, parallèle au plan du réseau, l'onde diffractée aL , faisant un angle δ avec le réseau.

La différence de marche entre la portion de l'onde issue de a et celle issue de c sera :

$$\Delta_1 = cL = \mu \sin \delta.$$

La différence entre l'onde issue de a et celle de la fente suivante homologue a_2 sera :

$$\Delta_2 = (\mu + \rho) \sin \delta.$$

De même de proche en proche pour les fentes suivantes, on aurait :

$$\Delta_3 = (2\mu + \rho) \sin \delta$$

$$\begin{aligned}\Delta_1 &= 2(\mu + \rho) \sin \delta \\ \Delta_2 &= (3\mu + \rho 2) \sin \delta \\ \Delta_3 &= 3(\mu + \rho) \sin \delta, \text{ etc.}\end{aligned}$$

Ces différences de marches peuvent être groupées en deux séries, l'une du type :

$$\Delta_\alpha = n(\mu + \rho) \sin \delta$$

l'autre du type :

$$\Delta_\beta = [n(\mu + \rho) + \mu] \sin \delta'.$$

Discutons successivement les deux groupes :

$$1^0 \Delta_\alpha = n(\mu + \rho) \sin \delta.$$

Ce groupe représente les différences de marche des fentes envisagées

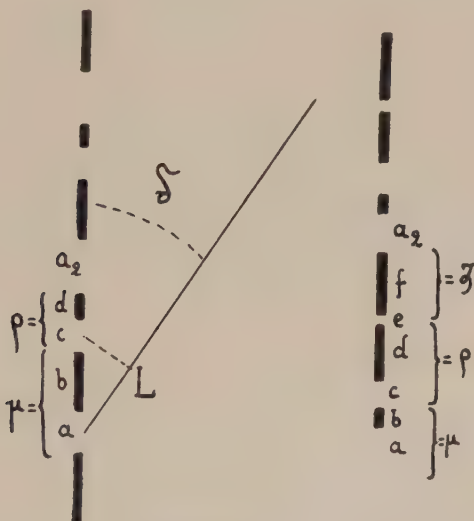


Fig. 33 b.

de deux en deux, et correspond aux valeurs qui seraient données par un réseau ordinaire régulier d'intervalle fondamental égal à $(\mu + \rho)$. Les maxima et minima lumineux sont indiqués, comme l'on sait, par la condition :

$$\Delta = m \frac{\lambda}{2}$$

m étant un nombre entier *pair* pour les maxima, *impair* pour les minima. Ce qui donne :

$$\sin \delta = \frac{\lambda}{2} \frac{m}{n(\mu + \rho)}$$

Quand m passera donc par la série des nombres entiers successifs, nous aurons pour ce système alternance de maxima et de minima, de franges brillantes et de franges sombres, correspondant à celles que donnerait un réseau ordinaire dont l'intervalle fondamental serait égal à la somme des intervalles fondamentaux $(\mu + \rho)$ de notre réseau périodique.

$$2^o \Delta_{\beta} = [n(\mu + \rho) + \mu] \sin \delta'.$$

Ce groupe envisage les combinaisons impaires de fentes. Les maxima et minima seront donnés par la condition :

$$\Delta_{\beta} = m' \frac{\lambda}{2}$$

$$\sin \delta' = \frac{\lambda}{2} \frac{m'}{n(\mu + \rho) + \mu}$$

m pair pour les maxima, impair pour les minima.

Ces maxima et minima peuvent-ils coïncider avec ceux du groupe précédent ? Il suffit pour le voir d'égaliser :

$$\sin \delta = \sin \delta'$$

ce qui donne pour un λ donné :

$$\frac{n(\mu + \rho) + \mu}{n(\mu + \rho)} = \frac{m'}{m} \quad \text{ou} \quad 1 + \frac{\mu}{n(\mu + \rho)} = \frac{m'}{m} \quad (\text{I})$$

Pour les franges de même couleur et de même ordre, où par conséquent $m = m'$, on aurait :

$$\frac{\mu}{n(\mu + \rho)} = 0$$

ce qui exigerait $\mu = 0$ (condition contraire à notre hypothèse, puisque cela reviendrait au type de réseaux ordinaires à une seule sorte d'intervalles fondamentaux).

Pour des franges qui ne sont pas de même ordre, où $\frac{m'}{m} \neq 1$, on

obtiendrait en poursuivant le raisonnement précédent (I), et en mettant μ et ρ en facteurs :

$$\frac{\rho}{\mu} = \frac{n \left(1 - \frac{m'}{m} \right) + 1}{n \left(\frac{m'}{m} - 1 \right)} = - \frac{n \left(\frac{m'}{m} - 1 \right) - 1}{n \left(\frac{m'}{m} - 1 \right)} = \frac{1}{n \left(\frac{m'}{m} - 1 \right)} - 1$$

Lorsque ρ et μ ont des valeurs relatives fixes telles que $\frac{\rho}{\mu} = a$ cette expression devient :

$$n \left(\frac{m'}{m} - 1 \right) = \frac{1}{a + 1} \quad \text{ou} \quad \frac{m'}{m} = \frac{1}{n(a + 1)} + 1$$

et comme n est une constante du réseau,

$$\frac{m'}{m} = C^{\text{te}}$$

Pour un réseau fixe, il y aura donc coïncidence de tous les maxima ou minima des deux espèces et d'ordres différents pour lesquels $\frac{m'}{m}$ se trouvera passer par une valeur donnée dépendant des caractéristiques du réseau. Je rappelle que m et m' sont entiers, pairs lorsqu'il s'agit de maxima, impairs lorsqu'il s'agit de minima. Si nous envisageons à titre d'exemple les variations de m et m' du premier au sixième ordres, les combinaisons pour lesquelles il pourra y avoir superposition de maxima des deux espèces (d'où formation de maxima absolus), seront :

$$\frac{m'}{m} = \frac{1}{3}, \frac{1}{2}, \frac{2}{3}, \frac{3}{2}, 2, 3.$$

De même, superposition de minima pour :

$$\frac{m'}{m} = \frac{1}{5}, \frac{1}{3}, \frac{3}{5}, \frac{5}{3}, 3, 5.$$

Enfin celles pour lesquelles il y aurait au contraire superposition d'un minimum d'une espèce à un maximum de l'autre (d'où un maximum relatif intercalé à ce niveau) auraient dans les mêmes limites les valeurs :

$$\frac{m'}{m} = \frac{1}{6}, \frac{1}{4}, \frac{1}{2}, \frac{3}{4}, \frac{3}{2}, \frac{5}{6}, \frac{5}{4}, \frac{5}{2}, \frac{6}{5}, \frac{4}{5}, \frac{2}{5}, \frac{4}{3}, \frac{2}{3}, 2, 4, 6 (1).$$

1. On peut voir que certains maxima absolus coexistent nécessairement

Connaissant n , caractéristique du réseau ($2n$ est le nombre des traits au mm.), il serait donc possible de calculer les valeurs de $\frac{\rho}{\mu}$ qui admettent de telles coïncidences, mais il est facile en tout cas de juger à première vue que le nombre de combinaisons pour lesquelles les maxima des deux espèces coïncideraient est extrêmement petit par rapport à celles où ils ne coïncideraient pas ; pour toutes les valeurs de $\frac{\rho}{\mu}$ en dehors des deux premiers cas particuliers, il y aura nécessairement non superposition des franges des deux espèces.

On conçoit la complexité du problème pour un réseau élastique comme la fibre musculaire, où la valeur $\frac{\rho}{\mu}$ change avec la tension. Comme l'expérience de Ranvier paraît délicate !

L'écart des franges correspondantes des diverses espèces semble devoir être extrêmement faible. En effet, pour deux franges des deux espèces ayant même couleur ($\lambda = \lambda'$) et même ordre ($m = m'$), on peut écrire :

$$\sin \delta - \sin \delta' = m \frac{\lambda}{2} \left(\frac{1}{n(\mu + \rho)} - \frac{1}{n(\mu + \rho) + \mu} \right) = m \frac{\lambda}{2} \frac{\mu}{n^2(\mu + \rho)^2 + n(\mu + \rho)\mu}.$$

Or la () a une valeur extrêmement petite, n étant lui-même très grand. Lorsque m part de 1 et croît dans la série des nombres entiers ($\sin \delta - \sin \delta'$) commence donc par être très voisin de zéro, et doit le rester pendant la variation de m correspondant aux limites des expériences, qui est de l'ordre des unités. Les franges monochromatiques de seconde espèce doivent donc être très voisines des franges d'ordre correspondant monochromatique de même λ et de première espèce. Lorsque la lumière sera polychromatique, il est probable qu'il s'ensuivra un empiètement des spectres de même ordre.

b) *Réseau à trois systèmes d'intervalles fondamentaux*. — Ce type accentue encore les caractéristiques que nous venons de voir (fig. 33 b).

Soit μ, ρ, Z nos intervalles fondamentaux en reprenant le raisonnement que nous avons fait pour le type *deux*, nous trouvons trois espèces de franges :

avec des maxima relatifs, puisque certaines valeurs de $\frac{m'}{m}$ se retrouvent dans les trois cas particuliers.

1° Des franges dont le retard est du type :

$$\Delta_1 = n (\mu + \rho + Z) \sin \delta ;$$

2° Des franges de type :

$$\Delta_2 = [n (\mu + \rho + Z) + \mu] \sin \delta ;$$

3° Des franges de type :

$$\Delta_3 = [n (\mu + \rho + Z) + \mu + \rho] \sin \delta .$$

Les franges résultant du premier type sont celles d'un réseau ordinaire dont l'intervalle fondamental serait égal à la somme de nos trois intervalles fondamentaux. Les franges des deux autres types adjacentes aux premières pourraient ou non se superposer à celles-ci ou entre elles pour des combinaisons de :

$$\frac{\mu}{\rho}, \frac{\rho}{Z}, \frac{\mu}{Z}$$

dont la complexité se devine aisément.

c) *Cas général.* — D'une manière générale, pour un réseau à loi périodique, composé de périodes Σi de k intervalles fondamentaux différents, la théorie selon la méthode de Babinet nous donne les indications suivantes :

1° Le réseau possède k systèmes de franges indépendantes ;

2° Un premier système correspond à celui que donnerait un réseau plan régulier ordinaire dont l'intervalle fondamental serait égal à Σi ; il est donné par la formule :

$$\sin \delta_1 = \frac{\lambda}{2} - \frac{m}{n \Sigma i}$$

(m pair pour les maxima, impair pour les minima).

3° Les autres ($k - 1$) systèmes donnent des franges très voisines des précédentes et pouvant se superposer soit à celles-ci, soit entre elles pour des valeurs relatives déterminées des divers intervalles fondamentaux de la période ; du fait des superpositions peuvent se différencier des maxima relatifs et absolus.

Applications à la fibre musculaire

Il résulte de la théorie précédente que l'élément le plus important d'un réseau à intervalles fondamentaux périodiques se trouve être la

période de ces intervalles. Si l'on observe à l'œil et en lumière blanche (où la fusion des spectres voisins est produite) comme l'a fait Ranvier pour les spectres musculaires, les franges d'un réseau périodique à intervalles variables, il est possible que l'on ne remarque rien d'anormal dans les variations de spectres de première espèce, bien qu'il se soit passé des modifications *dans l'intérieur même de la période* : en d'autres termes comme le phénomène principal résulte de l'ensemble de la période, les phénomènes accessoires seuls résultant des détails de cette période, si la fibre présente dans sa contraction au lieu d'un stade rigoureusement homogène, un stade *relativement* homogène, où subsistent encore quelques hétérogénéités conservant les mêmes caractères périodiques qu'aurait la striation complète, l'ensemble du phénomène de diffraction peut très bien rester *grosso modo* le même (1).

Enfin, il faut bien remarquer que le phénomène doit être encore plus complexe du fait des irrégularités des préparations ; dans un muscle d'une certaine épaisseur, tel que le couturier d'une grenouille, il est rare que les stries homologues soient rigoureusement à des hauteurs correspondantes dans toute l'épaisseur du muscle : dans une préparation de muscle détaché, même faite avec les plus grandes précautions, il y a toujours quelques fibres contractées plus ou moins que les autres, de sorte qu'on se trouve en présence d'un *phénomène moyen*.

Nous pouvons chercher une première application de ces indications théoriques dans des mesures approximatives effectuées sur les spectres de diffraction de divers muscles.

a) *Préparations.* — Les préparations sont assez délicates à faire, à cause des irrégularités dont nous venons de parler. Il y a avantage à attendre la mort du tissu, pour éviter des contractions locales des fibres au moment du prélèvement. Quant à ce prélèvement lui-même, nous avons toujours recherché à le faire au niveau de l'insertion du muscle, en détachant si possible un lambeau du tendon, puis en libérant peu à peu le paquet de fibres adhérent au morceau de tendon.

1. L'expérience de Renaut, que l'on pourrait objecter à ceci ne paraît point s'y opposer en réalité : ce réseau périodique ramené dans l'expérience de Renaut à l'état de réseau ordinaire par la dissolution des disques Q se trouve soumis à un cas particulier des réseaux ordinaires. Les seules stries qui subsistent (Z) se trouvent être très petites par rapport aux intervalles homogènes qui les séparent, et par conséquent très voisines d'être un sous-multiple exact de ces intervalles : or, on voit dans ce cas par la construction de Cornu qu'il peut n'y avoir point de spectres de diffraction. Il n'y a aucune impossibilité à ce que Z ait une action sur l'onde incidente lorsque le disque Q existe, et n'en ait plus lorsque Q a disparu.

Lorsque cette opération ne pouvait pas être pratiquée, nous opérions sur un petit paquet de fibres mince isolé à l'aiguille, et dont la régularité était vérifiée au microscope.

Ces préparations étaient montées entre lame et lamelle soit dans de l'eau salée, soit dans de l'eau glycinée ou même de la glycérine, dont l'indice plus élevé diminuait les pertes de lumière. L'ensemble, convenablement luté, était orienté et fixé sur la platine du goniomètre par les procédés usuels.

b) *Aspect général.* — Les spectres de diffraction des muscles, quelque brillants que les déclarent les auteurs, sont sensiblement inférieurs aux spectres de diffraction des réseaux usuels. Cela se conçoit évidemment, par suite des grandes pertes que subit la lumière au niveau du faisceau de fibres, par réflexion, diffusion, ou même absorption. Ces pertes sont suffisantes et l'intensité résultante assez faible pour être souvent une forte gêne dans les mesures gonométriques.

Comme dans les spectres des réseaux ordinaires, on distingue une frange centrale plus intense, blanche en lumière blanche, et des spectres latéraux symétriques : ces spectres décroissent d'intensité à mesure qu'ils s'éloignent de la frange centrale.

On aperçoit quelquefois jusqu'aux spectres de troisième ordre, dans ce cas le violet de troisième ordre est déjà tout contre le rouge du deuxième ; les préparations qui ne montrent que le premier ordre sont rares et il est possible d'ailleurs qu'avec des sources plus intenses des ordres supérieurs puissent apparaître.

La première caractéristique qui frappe lorsqu'on compare les spectres musculaires à ceux d'un réseau ordinaire, est le « flou » des franges du muscle. On ne voit pas de frange nette, suffisamment délimitée. En lumière monochromatique on n'obtient qu'une tache assez peu brillante, très étalée quelle que soit la finesse de la fente du collimateur, de contours indécis, diminuant peu à peu d'intensité sur les bords ; cette tache est souvent sinueuse, et subit des décalages irréguliers à diverses hauteurs. En lumière blanche les spectres sont bien reconnaissables, mais avec les mêmes caractères de flou et d'irrégularité : les délimitations des deux couleurs voisines sont très peu précises. Il est impossible de mettre au point une raie.

c) *Mesures.* — A quoi correspondent ces spectres ? Nous avons fait les mesures approximatives de comparaison au goniomètre et au microscope, sur de mêmes préparations. Cette comparaison se trouve résumée dans un tableau que l'on trouvera plus loin.

Des essais gonométriques en lumière monochromatique avec le dispositif ordinaire au brûleur de sodium nous ont donné un échec

complet : l'intensité lumineuse est trop faible (1), les franges de premier ordre apparaissent à peine, les autres sont absolument invisibles. Nous avons dû opérer en lumière blanche, avec un filament de lampe à incandescence comme source, et repérer la région-limite entre le jaune et le vert. Avec les incertitudes dues au flou et à la faible intensité des spectres les mesures ne peuvent être qu'approximatives, mais cette imprécision, comme on le verra plus loin, n'est pas de nature à compromettre les résultats généraux. Nous avons eu souvent avantage, pour les spectres de deuxième et troisième ordres très faibles, à enlever l'oculaire de la lunette du goniomètre, et amener simplement l'image de la région jaune-verte choisie au milieu du champ de l'objectif de la lunette. La précision est alors de 2 à 3 degrés, mais les incertitudes du fait de la faible intensité sont moins grandes et le repérage est moins pénible pour l'opérateur.

Les mesures goniométriques ont été faites par la méthode classique du minimum de déviation : on sait qu'elle consiste à repérer la déviation δ_1 minimum d'une frange d'ordre m , la déviation minima δ_2 de la frange symétrique du même ordre : si $(\delta_1 - \delta_2)$ est l'angle des deux positions de la lunette, N le nombre de traits du réseau par millimètre, m l'ordre des franges observées, on a d'après la formule de Mascart :

$$N = \frac{2}{m\lambda} \sin \frac{\delta_1 - \delta_2}{4}.$$

D'après N on peut calculer la valeur μ_0 de l'intervalle fondamental effectif, producteur du spectre ($N\mu_0 = 1$ mm). Nous avons admis pour ces mesures approximatives, $\lambda = 55.40 \cdot 10^{-5}$ mm. ; les mesures au microscope ont été faites en lumière polarisée, ainsi que les évaluations des stries, et représentent des moyennes établies sur divers points d'une même préparation.

Le tableau ci-dessous nous montre les résultats suivants :

1° Les spectres paraissent dépendre de l'ensemble du segment musculaire, et non d'une strie en particulier. C'est la loi de la période que nous avons obtenue théoriquement pour les réseaux périodiques. Il y a lieu de remarquer que notre période (ici le segment musculaire) contient dans trois de ces expériences *trois systèmes d'intervalles fondamentaux* $\left(\frac{Q}{2} + Qh, \frac{Q}{2} + I, Z + I \right)$ de sorte que si ces intervalles fondamentaux se comportaient comme dans un réseau régulier, les nom-

1. Il faut noter aussi que l'absorption propre de la fibre intervient dans ces phénomènes.

Animal	Muscle	Ordre <i>m</i> du spectre	Lectures de			(δ_1, δ_2) les par mm.	N raies calculées	Intervalle fondamental à corres- pondant	Hauteur moyenne du segment mus- culaire au micro- scope	Stries du segment musculaire	N° series obscures par mm.
			δ_1 dévi- ation minima à droite	δ_2 dévi- ation minima à gauche	(δ_1, δ_2)						
Grenouille . . .	Triceps fémoral	1 2	286° 300	260° 249	26° 51	—	400 381	2, μ 5 2,6	2, μ 3	Q + Qh. Z. I.	1.300
<i>Gobius paganel- tus</i>	Myomères	4 2 3	290 302 318?	260 242 230?	30 60 88?	—	472 472 433	2,1 2,1 2,3	2,0	Q. Z. I.	1.000
<i>Scomber scomber</i>	Myomères	4 2	288 305	261 243	27 62	—	400 472	2,5 2,1	2,0	Q. Z. I.	1.000?
<i>Loria</i> sp. ? . . . (Gros bec)	Pectoraux	1 (pas de 2° ordre)	288	261	27	—	400	2,5	4,9	Q. Z. I.	1.050
<i>Dytiscus marginalis</i> . . .	Moteurs de l'élytre	1 2 3	278 281 285	271 267 264	7 44 21	—	409 409 409	9,1 9,1 9,1	9	Q + Qh. Z. I.	330
"	"	1 2	278 281	271 268	7 43	—	409 409	9,1 9,1	9 moy.	Q + Qh. Z. I.	333

bres N calculés d'après les déviations devraient avoir une valeur triple de leur valeur actuelle (1.200 raies au lieu de 400 par exemple). La comparaison des deux valeurs calculée N et réelle N' est extrêmement instructive et ses résultats sont hors de proportion, comme on peut le voir, avec les erreurs que nous admettons dans les mesures : ils peuvent être considérées comme cadrant avec nos lois théoriques.

2° S'il y a des spectres de seconde espèce dans les échantillons que nous avons étudiés, ils sont très voisins des spectres de première espèce, et contribuent à produire le « flou » de l'aspect de ceux-ci : Conclusion à laquelle nous étions également arrivés théoriquement.

Je ferai remarquer que les valeurs de segment mesurées par le goniomètre ont toujours un écart de même sens par rapport aux valeurs mesurées au microscope : les déviations paraissent donc plus faibles qu'elles ne devraient être ; cela peut s'expliquer par l'étalement d'un λ donné pour les raisons que nous avons exposées plus haut.

Des clichés photographiques des spectres d'une de ces préparations, obtenus en projetant l'ensemble des franges sur la plaque montrent qu'entre les spectres principaux mesurés dans les observations précédentes, il n'existe pas de spectres plus faibles distincts des premiers et qui-auraient pu échapper à l'examen goniométrique (Ces photos ont été obtenues en plaçant la plaque parallèlement au réseau, à 4 centimètres en arrière de lui ; un faisceau de lumière blanche à peu près parallèle, provenant d'un arc ; et délimité par une fente était alors envoyé sur le réseau. On distingue parfaitement dans ces photographies, la frange centrale, et des spectres de premier et deuxième ordres).

Il y a donc accord très suffisant, entre ces mesures approximatives et la théorie élémentaire que nous avons établie. Il n'est pas inutile malgré tout de chercher une approximation de plus. On sait en effet que la théorie de Babinet n'est pas absolument complète.

Les réseaux à erreurs périodiques

Nous avons signalé plus haut un problème voisin du nôtre, et qui a été traité par divers auteurs : c'est celui des réseaux construits avec une machine à diviser possédant une erreur périodique du pas.

Rowland a montré que dans ce cas chacune des franges ordinaires est accompagnée de faibles franges parasites (ghosts) symétriques à droite et à gauche de la frange normale : « Each periodic error produces the same ghosts in the same place as if it were the only error, while others are added which are the ghosts of ghosts ».

Wood a donné de ces phénomènes une théorie élémentaire : Tout se passe dans l'effet d'une erreur périodique de ce genre, comme s'il y avait superposition à un réseau principal, dont l'intervalle fondamental est celui qui devrait être théoriquement régulier d'un bout à l'autre, d'autres réseaux accessoires avant chacun pour interval fondamental la période d'une des erreurs, et produisant les spectres parasites.

On voit facilement sans qu'il soit besoin d'insister, la corrélation ces phénomènes des réseaux à erreurs, et ceux que nous avons exposés précédemment à propos des fibres musculaires. La théorie de Wood étendue à celles-ci donnerait un résultat analogue, à celui que nous avons eu en appliquant le calcul de Babinet.

Enfin, le même problème a été envisagé à un autre point de vue par Cornu qui en a montré une particularité très intéressante. On sait que les « réseaux zônés » dans lesquels les intervalles fondamentaux varient suivant une progression régulière (arithmétique, géométrique), etc., possèdent des focales comme des lentilles. Si nous construisons des réseaux à erreurs périodiques, où les intervalles vont pour certaines régions en croissant, et pour d'autres en décroissant, ces réseaux vont se comporter comme des associations de réseaux zônés successifs, et posséder des focales complexes.

Soit en effet a la valeur des traits au voisinage d'un trait M , situé à une distance x d'un point fixe P (fig. 34); i l'angle d'incidence du faisceau lumineux; i' l'angle de diffraction. On a d'après la formule classique :

$$\sin i + \sin i' = m \frac{\lambda}{a} \quad \text{d'où} \quad \sin i' = m \frac{\lambda}{a} - \sin i \quad (\text{I})$$

Au voisinage d'un trait M' situé à une cote $(x + dx)$ l'angle de diffraction sera :

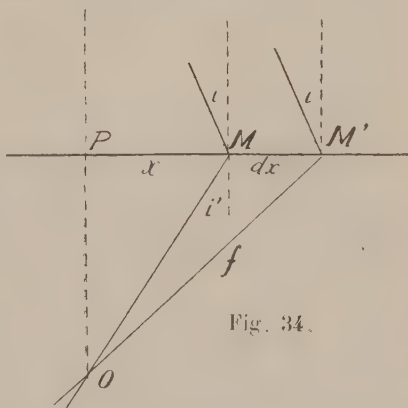
$$i' + di' = i' + \frac{di'}{dx} dx.$$

En différenciant (I) on trouve :

$$\begin{aligned} \cos i' di' &= m \lambda d \left(\frac{1}{a} \right) = \\ &= - \frac{m \lambda}{a^2} da \end{aligned} \quad (\text{II})$$

Dans le triangle $MM'O$ on a :

$$\frac{MM'}{M'O} = \frac{\sin MOM'}{\sin M'MO} \quad \text{ou} \quad \frac{dx}{f} = \frac{di'}{\cos i'}$$



d'où :

$$di' = \frac{1}{f} \cos i' dx.$$

Or d'après (II) :

$$di' = -\frac{m\lambda}{a^2 \cos i'} da.$$

En égalant les deux valeurs de di' il vient :

$$\begin{aligned} \frac{1}{f} \cos i' dx &= -\frac{m\lambda}{a^2 \cos i'} da, \\ \frac{1}{f} &= -\frac{m\lambda}{a^2 \cos^2 i'} \frac{da}{dx} \end{aligned} \quad (III)$$

Or :

$$a^2 \cos^2 i' = a^2(1 - \sin^2 i'),$$

et d'après le carré de (I) :

$$a^2 \sin^2 i' = (m\lambda - a \sin i)^2;$$

ce qui fait en introduisant $\sin i$:

$$a^2 \cos^2 i' = a^2 - (m\lambda - a \sin i)^2.$$

En transportant dans (III) et en faisant disparaître le signe $-$, il vient donc :

$$\frac{1}{f} = \frac{m\lambda}{(m\lambda - a \sin i)^2 - a^2} \frac{da}{dx}.$$

équation de la focale du système de traits MM' .

Pour une direction incidente i donnée, le signe de f dépend évidemment de $\frac{da}{dx}$, l'expression $\frac{m\lambda}{(m\lambda - a \sin i)^2 - a^2}$ étant alors constante tout au moins en lumière monochromatique, et le foyer est donné par l'équation simple $\frac{1}{f} = A \frac{da}{dx}$.

Si donc lorsque l'on se déplace d'un bout du réseau à l'autre les intervalles des traits sont de trois espèces : pour certaines régions constants, pour d'autres croissants, pour d'autres décroissants, nous nous trouverons avoir trois sortes d'images, les unes à l' ∞ comme dans les réseaux réguliers ($\frac{da}{dx} = 0$) d'autres formées par des rayons convergent à un foyer f , d'autres par des rayons divergent d'un foyer f' . On conçoit la complexité de cet ensemble : le réseau se comporte comme une association de dioptries élémentaires successivement convexes, plans, concaves. De là des difficultés de mise au point, des « flous ».

On comprend l'intérêt que ces remarques pourraient présenter relativement à la contraction musculaire : peut-être pourrions-nous avoir par un procédé dérivant de ces principes quelques notions sur les modifications intérieures de la période de striation ?

Malheureusement mes essais pour mettre en évidence les focales de fibres musculaires au repos ont été complètement infructueux, à cause du très mauvais pouvoir résolvant de ces réseaux. Avec des sources très puissantes et à raies bien nettes, telle qu'un arc Charbon Fer d'une vingtaine d'ampères, une préparation de muscles de la cuisse de Grenouille mise au goniomètre ne m'a montré aucune raie visible : le spectre était composé de teintes plates très faibles passant insensiblement les unes aux autres. la région jaune vert un peu plus assombrie (probablement à cause des bandes d'absorption α et β), mais *sans aucune raie* distincte pour la largeur de fente minima compatible avec la visibilité des spectres. Pour augmenter la luminosité et éliminer l'influence de la superposition de plusieurs plans de fibres, j'ai ensuite préparé un réseau suivant la méthode de Ranvier : un couturier de Grenouille bien étalé sur lame, est desséché lentement à 30-35° ; étant bien durci et adhérent à la lame, le muscle est soigneusement raboté et alésé au scalpel de façon à n'en laisser qu'une épaisseur très mince, qui est montée dans l'essence de cèdre entre lame et lamelle. Les spectres produits par cette préparation sont beaucoup plus brillants, mais avec les mêmes caractères de mauvaise résolution : l'arc au Fer n'y montre aucune raie, la lunette étant au point à l' ∞ et aucune raie ne se décèle pour des variations des deux sens de la mise au point de la lunette.

Je suis donc hors d'état pour le moment de juger quel parti l'on pourrait tirer des focales pour l'étude de la contraction. Il n'est pas impossible toutefois que le pouvoir résolvant du réseau musculaire ne devienne meilleur à certains stades et que les notions de focales ne reprennent alors leur valeur ordinaire.

Conclusions. — Il résulte de cette étude sommaire que nous venons de faire, que les réseaux musculaires ne se comportent pas du tout comme les réseaux classiques réguliers utilisés en Physique. Les franges fondamentales que l'on obtient par diffraction à travers les réseaux musculaires dépendent de la « période » de la striation et non de chaque système de stries en particulier, le pouvoir résolvant de ces réseaux est extrêmement mauvais, les franges sont très faibles et floues. En conséquence, l'interprétation des expériences de Ranvier est extrêmement délicate, et qu'on n'est pas du tout pour le moment en droit d'en tirer des conclusions pour ou contre une modification (dans certaines limites) des stries pendant la contraction.

CHAPITRE III

Examen ultramicroscopique de muscles

Nous renvoyons, pour les considérations théoriques relatives à l'ultramicroscopie et aux ultra-microscopes, à l'ouvrage de Cotton et Mouton.

Technique. — Nous avons utilisé presque exclusivement, pour cette étude, le prisme de Cotton et Mouton qui nous a paru préférable aux condensateurs à fond noir devenue maintenant usuels en raison des avantages théoriques que présente, dans certains cas, l'éclairage unilatéral.

Nous n'avons employé qu'accidentellement et à titre de simple vérification, le tronc de cône argenté de Reichert.

La source utilisée a été soit le soleil, soit l'arc électrique.

Matériel. — Le matériel a consisté en dissociations de muscles faites directement sur le prisme.

a) *Muscles striés.* — Muscles des ailes et des pattes de Dytique (*D. marginalis*), d'Hydrophile (*H. piceus*), de Mouche ; pinces et pattes de Crabe (*Carcinus Moenas*), d'Ecrevisse (*A. Leptodactylus*), de Pagures (*Eupagurus Bernhardus*, *Prideauxi*). Couturier de la Grenouille. Muscles longitudinaux de Chætognathes (*Sagitta*, *Spadella*).

b) *Muscles lisses.* — Adducteur postérieur de la Moule.

Médiums d'immersion. Dispositifs de repérages. —

Les dissociations étaient faites soit dans des solutions physiologiques de NaCl, soit dans le liquide viscéral de l'animal, soit dans l'eau de mer suivant les cas. Nous avons utilisé quelquefois les montages dans les solutions de sucre isotonique, dont les indices plus élevés que les solutions physiologiques ordinaires diminuent les pertes de lumière à l'émergence du prisme. Il y a intérêt à ne pas restreindre la quantité de liquide baignant la dissociation, à cause de la chaleur considérable

développée souvent par le faisceau lumineux, surtout dans le cas du soleil ; les préparations sont rapidement inutilisables, desséchées ou « cuites ». Le mieux est de disposer une série de fibres à diverses régions du prisme, de façon à ce qu'un petit groupe seulement se trouve sur le trajet des rayons lumineux : il est alors facile, à la moindre trace d'altération, de passer au groupe voisin qui est encore frais sans excès de manipulations supplémentaires. Nous avons eu grand avantage dans toutes ces expériences, et pour éviter de recommencer de longs réglages, à mettre le prisme sur la platine tournante du microscope polarisant : lorsque le faisceau latéral ne rencontre pas exactement l'axe du microscope, il suffit d'une très légère rotation du prisme avec la platine pour amener le rayon lumineux dans sa position définitive ; on fait en somme balayer dans ce mouvement l'intérieur du prisme par le plan d'incidence du faisceau latéral qui finit inévitablement par rencontrer l'axe du microscope. Cette manœuvre est extrêmement simple, il suffit de faire osciller la platine dans les deux sens de quelques degrés des deux côtés de sa position normale pour atteindre sans difficulté le maximum d'éclairement ; ce dispositif n'est pas inutile au cas où la source se dérègle légèrement, et il est même possible ainsi d'opérer avec le soleil sans *héliostat* : il suffit de corriger peu à peu par une rotation déterminée de la platine le déplacement de l'image solaire donnée par le dernier condensateur, et l'on peut effectuer de la sorte sans difficulté aucune plusieurs minutes d'observation, l'altération de la préparation survenant même bien souvent avant qu'un excès de déplacement du soleil n'ait rendu le réglage inutilisable. Il est d'ailleurs facile en décalant le condensateur de quelques centimètres et en ramenant la platine à son point de départ de remettre tout le dispositif en ordre de marche pour une observation suivante.

Ce procédé nous a rendu de très grands services, et il nous a permis d'utiliser l'appareil Cotton et Mouton dans divers laboratoires maritimes où l'installation d'un arc n'eût point été possible, et où nous n'avions pas d'héliostat à notre disposition.

La marche de la rotation de correction, dans ces installations, se conçoit facilement (fig. 33) : il faut que le plan d'incidence du faisceau latéral dans le prisme soit d'abord oblique (1) sur le plan d'incidence normale N, s'en rapproche peu à peu, y passe (2), puis s'en écarte progressivement de l'autre côté (3), l'intersection commune de ces divers plans passant par le centre de rotation où se trouvent l'axe du microscope O et la préparation.

Bien entendu, la variation horizontale de l'image solaire étant seule corrigée par ce procédé, il y a avantage à opérer au voisinage du zénith, condition indiquée également par les questions d'intensité ; mais l'image

du soleil par le condensateur n'étant d'ailleurs jamais ponctiforme, le réglage est assez élastique, et l'on peut sans grandes difficultés travailler le matin ou l'après-midi.

Repérages. — Les repérages des stries des muscles striés ont été exécutés avec un oculaire indicateur, la préparation passant de l'éclairage latéral à l'éclairage axial au moyen d'un écran qui démasquait à volonté le miroir du microscope et venait dans le même mouvement

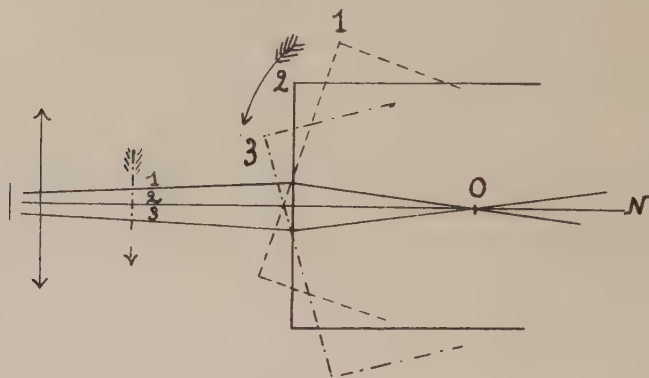


Fig. 35. — Schéma de la correction obtenue au moyen de la rotation du prisme de Cotton et Mouton, pour la variation angulaire du soleil.

1,2,3, positions successives correspondantes du prisme et du rayon lumineux donné par le condensateur. O, axe optique du microscope.

s'interposer sur le faisceau latéral. Tous les repérages ont été faits successivement en lumière polarisée, les chances d'erreur sont donc sensiblement nulles.

Résultats

a) *Fibres striées.* — Les préparations sont en général d'aspect très incertain et irrégulier. Le plus souvent un gros faisceau de fibres paraît à peu près uniformément éclairé, et diffracte fortement sans aucun détail net, tandis que des fibres isolées ont plus de chances de montrer des localisations de l'éclairement. Mais il n'y a là rien d'absolu : on voit quelquefois, au sein d'un gros paquet de fibres, une très mince bandelette longitudinale où la striation est très nette, et au contraire une fibre bien dissociée peut présenter un éclairement total sans aucun détail : le « rendement » des préparations est donc tout à

fait irrégulier, aussi bien d'un muscle à un autre que dans deux régions voisines d'une même dissociation (Pl. IV).

Assez souvent, l'éclairement total de fibres isolées paraît tenir à ce que le sang de l'animal a coagulé autour d'elles, et a constellé leur surface d'une grande quantité de gros granules brillants qui empêchent toute observation ultérieure.



Fig. 36.

Schéma de la correspondance de la striation à l'ultramicroscope (U) et en lumière polarisée (P). Eclairage multilatéral, cône Reichert : les stries Z sont bordées de franges des deux côtés. (Muscles des pattes, Pagure ; correspondance établie avec un oculaire indicateur).

Schéma des trois aspects que peut présenter la striation à l'ultramicroscope Cotton et Mouton. La fibre est dans le plan d'incidence. Muscles longitudinaux de *Sagitta*.

- I. Franges unilatérales diffractées par Z uniquement (très fréquent).
- II. Diffraction par Z et Q (plus rare).
- III. Aspect exceptionnel : strie noire au milieu de Q, avec un fort éclairage : probablement une strie d'interférence. (Cf. p. 174).

Dans le cas où l'on peut mettre en évidence des détails de la structure de la fibre, les éléments diffracteurs, si l'on excepte la zone de discontinuité d'indices au contact du liquide extérieur (1) et les bords de déchirures accidentelles, sont d'une manière très générale Z et Q. Les noyaux se voient aussi quelquefois assez bien (gastrocnémien de Grenouille), sous forme d'une frange ovoïde entourant des séries de gros

1. Qui est souvent ondulée, comme nous l'avons vu dans le chapitre consacré à l'ultra-violet ; les variations d'éclairement sur ces ondulations simulent souvent une striation.

granules blancs espacés. Z est l'élément qui apparaît de la façon la plus fréquente, et avec les sources les plus faibles. Q est souvent plus difficile à mettre en évidence et demande un certain nombre de conditions spéciales (fig. 36).

1^o Pour tout notre matériel, le système Z diffracte assez fortement la lumière, et se présente sous l'aspect d'une mince frange obscure bordée d'un côté ou des deux (suivant la direction du faisceau lumineux incident par rapport à la fibre) par une nappe de franges brillantes ; cette nappe se projette et empiète plus ou moins sur la région I adjacente, selon l'exacitude de la mise au point. La netteté de cette réaction, comme aussi sa variation avec la direction du faisceau incident, imposent immédiatement la notion d'une surface de discontinuité d'indices au niveau de Z, qui se comporte effectivement comme une membrane (1).

2^o La région comprise entre deux Z successifs est souvent totalement obscure (2). Cependant, avec un éclairage à fort éclat, et principalement lorsque la fibre est dans le plan d'incidence, une réaction de Q peut être décelée.

Il ne s'agit plus ici de diffraction violente, comme dans le cas de Z ; on n'observe le plus souvent qu'une sorte de lueur diffuse occupant la région médiane du segment, et correspondant à peu près, comme dimensions, à la strie Q telle qu'on l'observe en lumière polarisée. Cette lueur diffuse n'a pas la précision de la frange diffractée par Z, elle s'estompe plus ou moins insensiblement dans les régions I adjacentes, et n'est pas composée en général des mêmes radiations que la nappe de Z : la teinte en paraît souvent plus rose ; or on sait que la teinte du faisceau diffracté peut, dans certains cas, tenir aux dimensions et à la forme des systèmes diffractants.

Enfin, dans certains cas très rares (Sagitta) observés avec un éclairage à très grand éclat, j'ai cru voir une faible frange noire au milieu de la zone Q (fig. 36. III) ; mais je ne donne cette observation qu'avec doute, n'ayant pas pu effectuer un repérage assez précis, et je n'oserais pas affirmer non plus qu'il ne s'agit pas là d'une frange d'interfé-

4. Je rappelle qu'au point de vue strictement morphologique la région adjacente à Z a été décrite comme extrêmement riche en hétérogénéités de toutes sortes (trophosponges, réseaux granulaires, etc.) qui ont peut être leur part dans ce phénomène de violente diffraction. Au point de vue strictement physique des réactions de la fibre, je suis obligé de grouper tous ces corps, sans distinction, sous la dénomination d'ensemble de Z.

2 Avec les forts éclaircissements il n'est possible pour aucune partie de la fibre d'obtenir l'obscurité absolue.

rence. Quoiqu'il en soit, la structure de Q se montre assez différente de celle de Z, et en tout cas, on peut considérer que l'éclairement de Q n'est pas donné par une ou plusieurs membranes transversales analogues à Z : on peut même considérer que dans les cas que nous avons étudiée, il n'existe pas entre deux Z successifs, de membranes ou de limites où se produise une discontinuité brusque d'indice, comparable à celle qui existe au niveau de Z, structure qui y déterminerait la formation d'une frange brillante et nette. Si Z se comporte comme une membrane, Q se comporte totalement plutôt à la manière d'une émulsion fine ou d'un colloïde à gros grains.

Dans un seul cas de muscles de pattes du Dityque, j'ai observé une sorte de fibrillation de la région Q, qui était dans cet échantillon exceptionnel, plus apparente que Z.

En résumé dans notre matériel, Z est le plus souvent net, Q ne l'est pas toujours, Qh est extrêmement douteux, I paraît exister comme région obscure, distincte et indépendante des phénomènes d'interférence ; il n'est pas question de M ou tout moins d'une membrane analogue à Z occupant le milieu de Q.

3° L'éclairement de ces divers organites paraît subir des variations légères avec l'orientation du plan d'incidence. Le maximum de netteté et d'éclairement semble être pour la fibre *dans* le plan d'incidence, Z se trouvant alors presque normal aux rayons lumineux qu'il renvoie unilatéralement. Q est également plus net à ce moment.

Il semble que la position à 90° du plan d'incidence constitue une sorte de maximum secondaire : un peu plus intense que lorsque la fibre est entre ces deux orientations. Mais pour ce dernier phénomène, la chose n'est d'ailleurs pas toujours très évidente ; et les surfaces rencontrées par le rayon lumineux ont des variations tellement complexes et irrégulières qu'il est difficile d'affirmer la réalité du fait.

Muscles lisses

Une fibre d'adducteur postérieur de Moule (fig. 37) s'éclaire à peu près uniformément d'une lueur diffuse blanchâtre, sans qu'il soit possible de mettre en évidence de localisations spéciales. Il y a souvent des franges brillantes à la périphérie, parfois quelques franges longitudinales irrégulières à l'intérieur, qui tiennent à des déchirements ou des hiatus accidentels dans le paquet fibrillaire (4).

4. Nous n'avons pu faire ces examens de Moule qu'au Reichert ; il nous est donc impossible de juger s'il existe un plan principal d'éclairement.

Interprétation des résultats précédents

a) *Fibres striées*. — Les détails les plus importants au point de vue théorique sont ceux qui résultent des différences entre Z et Q, Z se comportant à coup sûr comme un système à variation discontinue, tandis que Q paraît plutôt se comporter comme un système à variation continue. En particulier nous ne pouvons pas dire qu'il existe une membrane limitante à chaque extrémité du disque Q et que Q soit constitué

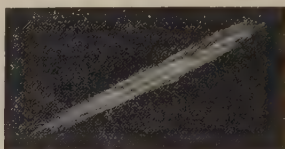


Fig. 37. — Schéma d'une dissociation d'adducteur de moule à l'ultramicroscope Reichert.

comme une sorte de case indépendante et autonome raccordée à I par une surface de contact des deux côtés de laquelle les propriétés sont différentes. Or, on sait que l'autonomie de Q dans le segment a été admis par un grand nombre d'auteurs (Ranvier, Imbert, etc.), elle a servi de base à diverses théories et en particulier à la théorie électrocapillaire de la contraction (d'Arsonval, Imbert, etc.) (1) un pareil raccord nous donnerait à coup sûr des franges de Young entre les franges issues de Z et de la membrane limite de Q. En outre la diffraction de Q est faible et souvent de teinte différente de celle de Z, alors qu'une membrane diffracterait et diffuserait sans sélection de radiation.

L'interprétation qui semble le mieux cadrer avec les faits est celle qui consisterait à voir dans le système diffractant la lumière au niveau de Q un amas de petites hétérogénéités telles que par exemple de gros

1. Je tiens à faire remarquer que cette absence de franche discontinuité entre Q et I ne s'oppose pas au *principe* même des théories électrocapillaires, c'est-à-dire à l'intervention des phénomènes électro-capillaires dans le mécanisme de la contraction, mais seulement à la *localisation précise* de ces phénomènes à la limite Q-I, ainsi qu'ont voulu l'admettre divers auteurs; le principe peut être exact, mais le point d'application ne l'est pas

granules colloïdaux (fig. 38). Je ferai remarquer dans ce cas que s'il s'agit de granules ils doivent être beaucoup plus gros que les granules des colloïdes généraux de la fibre, étant donnée la disproportion des éclaircissements au niveau de Q et de I.

Pour ce qui est de l'interprétation de la teinte de la lumière diffractée, elle est assez délicate, il y a lieu de se demander si les bandes d'absorption de Q ne peuvent pas y jouer un rôle, et si l'on est bien en droit d'appliquer immédiatement la loi de Stokes Rayleigh sur les rapports entre les dimensions des granules et du λ diffracté.

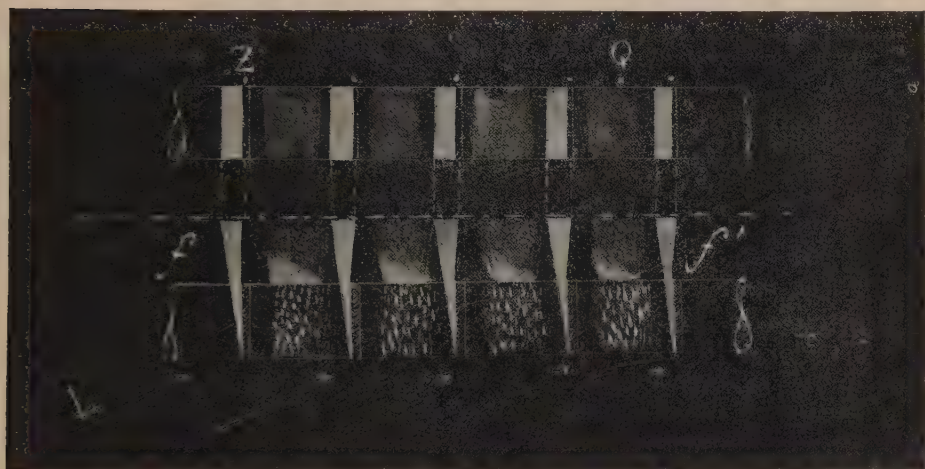


Fig. 38. — Schéma de l'interprétation de l'aspect observé au Cotton et Mouton. La fibre est supposée dans le plan d'incidence et figurée, en haut en projection horizontale (sur le plan focal de l'objectif légèrement relevé par exemple), en bas en projection verticale.
 $\rightarrow$, direction des faisceaux lumineux incidents; — — —, trace du plan focal; ff' , pinceaux diffractés par les éléments de la striation (voir le texte, p. 176).

Enfin, un dernier détail à noter au point de vue théorique est la direction principale d'éclairement pour laquelle la fibre est dans le plan d'incidence ; cette direction principale n'a rien de surprenant pour la membrane Z ; pour Q, elle tendrait à montrer que les granules diffracteurs ne seraient pas sphériques, seraient allongées transversalement à la fibre, et non longitudinalement comme cela se passerait pour des « fibrilles moléculaires », il est curieux de voir que le maximum secondaire que nous avons indiqué avec doute, pourrait cadrer aussi avec cette conception.

b) *Fibres lisses*. — Aucun problème spécial ne se pose ici, étant donné l'absence de localisation transversale de l'éclairement. La fibre entière se comporte comme un complexe uniforme de petites hétérogénéités, quelque chose comme un disque Q intégré à toute la fibre.

Résumé

L'ultramicroscope montre dans la fibre striée un éclairement de Z et de Q. Z se comporte comme une surface de discontinuité, qui diffracte fortement la lumière. L'éclairement de Q est d'interprétation plus complexe ; cette strie ne paraît pas posséder de membranes limites au contact de I, et doit probablement être considérée comme due à un amas de petites hétérogénéités.

La fibre lisse s'éclaire uniformément.

QUATRIÈME PARTIE

ACTION DES FIBRES MUSCULAIRES SUR LA LUMIÈRE POLARISÉE

CHAPITRE PREMIER

Historique

L'examen des corps organisés en lumière polarisée remonte au début du XIX^e siècle. Déjà Brewster (1816-1833-1837) avait étudié le cristallin de divers animaux, les os, les grains d'amidon ; Malus, les tuyaux de plume, les brins de coton, etc. Mais il semble que ce soit à Goddard (1838) que revienne d'avoir le premier signalé les réactions des muscles entre nicols croisés ; Goddard ayant observé en lumière polarisée des larves de *Corethra plumicornis* vivantes avait indiqué qu'au niveau des muscles la lumière était fortement « depolarized ». Tout se borna d'ailleurs à cette époque (Boeck) à de simples remarques, et il faut arriver à Brücke (1858) pour trouver la première étude approfondie de la biréfringence musculaire.

Dans un mémoire fondamental (1858) Brücke signale le premier ce fait très important que pour les muscles striés de l'*Hydrophile* certaines stries sont biréfringentes et d'autres non. Il étudie les principales caractéristiques optiques du muscle strié :

a) Les muscles sont-ils uniaxes ou biaxes ? — Brücke pour le déterminer emploie un procédé indirect, qui consiste à faire des coupes transversales de muscles durcis à l'alcool, et qu'il monte dans le Damar. Il constate que dans ces conditions les coupes réellement transversales

sont obscures dans toutes les azimuths entre nicols croisés (c'est ce que nous appellerions aujourd'hui la recherche des sections cycliques) Au contraire les coupes qui sont obliques sur l'axe de la fibre présentent dans les mêmes conditions deux azimuths pour lesquels elles sont obscures, deux autres à 45° des premiers pour lesquels il y a maximum d'intensité ; dans les premiers, les axes longitudinaux des « sarcous elements » sont parallèles au plan de polarisation de l'un des nicols, dans les seconds ils sont à 45° . De ces deux observations, Brücke conclut que les fibres sont uniaxes et que l'axe optique est dans l'axe d'allongement.

b) Les muscles uniaxes sont-ils positifs ou négatifs ? — Au moyen d'un compensateur spécial à lames de quartz, Brücke établit que les fibres sont positives.

Brücke recherche ensuite ce que deviennent les constantes optiques de la substance musculaire pendant la contraction, et conclut, d'essais sur l'Hydrophile et le mylohyoïdien de la Grenouille, qu'il n'y a aucun changement des constantes optiques pendant la contraction. Ses expériences sont faites en superposant les fibres musculaires à des lames de mica ; s'il constate des variations de teinte, il les considère comme dues simplement à la variation d'épaisseur de la fibre en contraction, augmentant ou diminuant le chemin des rayons lumineux.

Il examine ensuite l'action de divers produits chimiques : les solutions de soude, de potasse, d'acide acétique, d'acide chlorhydrique, font perdre à la fibre ses qualités biréfringentes, alors que l'eau la laisse indifférente. Enfin de ces divers essais, et surtout de son étude de la contraction, Brücke aboutit à sa théorie fameuse des disdiaclastes : le « sarcous element » serait composé de groupes de petits corps biréfringents (disdiaclastes) dont les axes optiques seraient dans un azimuth commun, et qui seraient capables de se déplacer les uns par rapport aux autres à l'intérieur du sarcous element pendant les mouvements de celui-ci : somme toute, cette théorie revient à supposer la fibre comme constituée d'une sorte de réseau fictif déformable, aux nœuds duquel seraient placés des « noyaux » cristallins d'orientation constante : un « assemblage réticulaire de noyaux » analogue à ceux que l'on considère dans les théories cristallographiques, mais appliqué à un milieu extrêmement déformable. La disparition totale de la biréfringence sous l'action des réactifs serait due à des transformations moléculaires de ces disdiaclastes. Cette hypothèse de Brücke est évidemment très ingénieuse et peut rendre compte de beaucoup de phénomènes (1).

1. Dans divers articles inclus dans des traités généraux (Stricker par

Le travail de Brücke donna, dès son apparition, naissance à un assez grand nombre de recherches plus ou moins contradictoires parmi les plus anciennes desquelles il faut citer celles de Valentin (1861), de Rouget (1862) et surtout d'Engelmann (1871 et suiv.).

Dans un mémoire que nous n'avons malheureusement pas pu nous procurer et que nous signalons d'après divers auteurs. Valentin (1861) étudierait, comme Brücke, l'action des divers réactifs sur la biréfringence de la fibre, et aboutirait à des conclusions analogues sur la disparition de cette biréfringence par l'effet des acides ou des alcalis. En outre, il y admettrait, contrairement à Brücke, qu'il n'existe pas de substance monoréfringente. La fibre serait entièrement biréfringente et l'aspect des disques obscurs entre nicols croisés serait dû à des plissements, la dessiccation ou la pression les faisant disparaître et rétablissant l'éclairement total.

Rouget, vers la même époque (1862), critique la théorie des didiastates de Brücke, et propose une interprétation des faits complètement différente. Rouget considère que l'hypothèse d'une structure cristalline ne s'impose pas pour expliquer l'éclairement des muscles entre nicols croisés, et que cet éclairement peut dériver de réactions optiques ne nécessitant pas du tout l'anisotropie de l'objet. Il rapproche ces phénomènes des phénomènes de polarisation étudiés par Brewster, Biot et Fizeau, dans le cas de substances isotropes disposées en couches parallèles, « dans les reflets des surfaces striées et dans la lumière transmise par des fentes très fines ». Il montre que l'on peut obtenir des réactions entre nicols, des bords libres d'une goutte d'eau, de mélanges d'albumine et d'huile, de rayures sur verre, de filaments de verre, d'albumine, etc.

Rouget recherche dans divers matériaux l'éclairement entre nicols croisés, et montre que cet éclairement peut être interprété comme une « polarisation » de même ordre ; il examine à ce point de vue les poils, les plumes, les filaments de coton, de soie. le phénomène de la croix noire donné par l'amidon, dont la polarisation diminue quand les couches successives se gonflent sous l'action de la chaleur ou de la potasse ; les cartilages, la tunique des Ascidies, etc., substances qu'il considère comme parfaitement isotropes, la polarisation y étant effectuée par des groupements déterminés des capsules. Les os décalcifiés qui donnent une réaction malgré l'élimination des sels minéraux lui

exemple). Brücke a insisté sur l'explication de la contraction par les didiastates, ainsi que sur les relations que l'on pouvait établir entre la biréfringence et la contractilité.

paraissent rentrer dans le même ordre de phénomènes, etc. Enfin l'éclairement des fibres musculaires doit également relever d'une polarisation analogue. En réalité, Rouget considère que la fibre s'éclaire totalement, lorsqu'elle est en état de relâchement parfait, et que les stries ne sont que le résultat d'un phénomène de contraction. Il indique, comme appui à ses hypothèses, un certain nombre d'observations qui sont certainement erronées; il admet en particulier que la teinte des fibres, superposées au mica, est toujours invariable, quelle que soit leur épaisseur, que la teinte dans ces conditions est toujours bleue ou jaune, et que souvent même le jaune ne se montre pas, la fibre lui paraissant bleue quelle que soit sa position; c'est également le cas pour le filament contractile des Vorticelles. Ces observations dérivent visiblement du fait que les lames de mica utilisées par lui, n'avaient pas toujours une épaisseur assez précisée. Celle-ci était parfois trop grande pour lui donner le rouge de premier ordre ou le violet sensible, tels que les avait employés Brücke, et ses réactions se passaient alors entièrement dans le violet-bleu de deuxième ordre.

Enfin Rouget, comme Brücke, étudie les sections transversales des fibres et les trouve obscures.

En résumé, la théorie de Rouget, abstraction faite des points qui ne touchent pas spécialement la fibre musculaire, se ramène à deux propositions :

a) L'éclairement de la fibre musculaire est total, la striation étant un début de contraction ;

b) L'éclairement n'est pas dû à de la biréfringence provoquée par un substratum anisotrope, il est dû à des polarisations par réfraction ou diffraction.

On peut faire à cette théorie de Rouget l'objection qu'elle est entièrement hypothétique, et que pas une expérience n'est tentée pour la démontrer. Evidemment les phénomènes énumérés par Rouget peuvent s'expliquer ainsi par la polarisation, mais ils peuvent aussi s'expliquer autrement et rien dans son mémoire ne nous permet d'en décider. Quelques-uns des cas qu'il signale sont probablement ce que nous appellerions aujourd'hui des « biréfringents accidentels » (les filaments de gélatine, par exemple) et la liste des corps qu'il étudie renferme certainement des phénomènes tout à fait disparates et relevant de complexes de propriétés assez éloignées.

Il semble du reste que Rouget ait senti lui-même tout ce que sa théorie avait de fragile et de purement spéculatif; dans des notes postérieures, il emploie à nouveau l'expression de « biréfringence » en parlant des fibres musculaires et se contente de discuter si cette

biréfringence est totale ou non et si les stries sont en effet de la contraction.

Cette théorie a eu d'ailleurs assez peu de succès auprès des contemporains. Engelmann n'en parle pas, et von Ebner, citant le mémoire de Rouget, déclare que sa théorie n'est pas soutenable et n'a plus qu'un intérêt historique.

Le troisième auteur qui attaqua le problème de la biréfringence musculaire est Engelmann, qui lui donna une ampleur et une importance considérables, et pendant une trentaine d'années (1871-1906) ne cessa, soit seul, soit par ses élèves, de consolider sa théorie bien connue des rapports entre la biréfringence et la contractilité. Dans un des derniers mémoires (1906) publiés avant sa mort, Engelmann a pris soin de rassembler un aperçu de l'ensemble de ses recherches sur la biréfringence, ainsi que de la théorie à laquelle elles ont donné naissance, de sorte qu'il nous suffira d'analyser ce mémoire pour rendre compte du sens de l'œuvre d'Engelmann. L'importance des recherches d'Engelmann provient des liaisons qu'il a essayé d'établir entre les propriétés optiques et la contractilité, liaisons qui ont fait de la biréfringence musculaire un problème de physiologie générale.

L'ensemble de la théorie d'Engelmann se compose de trois groupes de propositions, qui se rattachent du reste étroitement les unes aux autres :

1^o Biréfringence générale des organes contractiles : la contractilité, où et sous quelque forme qu'elle se présente, est liée à la présence de la biréfringence ;

2^o Origine de la biréfringence : la biréfringence est due à l'existence de « particules biréfringentes » uniaxes et contractiles (*inotagmes*, qu'il ne faut pas confondre avec les disdiaclasses de Brücke), alignées en files, qui constituent des sortes de fibrilles moléculaires. Quant à l'origine de la biréfringence de chacune de ces particules elles-mêmes, Engelmann semble le voir dans un phénomène de tension : ses comparaisons favorites sont faites avec l'optique des biréfringents accidentels, comme le caoutchouc étiré, les cordes de boyau, etc. ;

3^o La *contraction* est le résultat d'un échauffement de la substance biréfringente. L'auteur est amené à cette considération par l'étude de certains biréfringents accidentels, qui, après un étirement les rendent biréfringents, possèdent la propriété de se raccourcir quand on les chauffe (caoutchouc, cordes à violon, tendons, etc.).

Laissant de côté la dernière proposition hors de notre cadre, examinons plus en détail les deux premières :

1^o Toutes les substances figurées contractiles sont biréfringentes :

les fibres musculaires des Métazoaires, myonèmes des Infusoires (muscle pédonculaire des Vorticelles, etc.), les cils, stylets, crochets, soies et membranelles des Ciliés, les cils vibratiles des cellules épithéliales, les flagelles des spermatozoïdes, les rayons protoplasmiques d'Actinopherium. Les organites biréfringents contractiles, quels qu'ils soient, lui paraissent toujours réductibles à un système de fibres ou de fibrilles, les cils comme les muscles ; ils peuvent se répartir en deux groupes, les uns étant des formations transitoires résultant d'une modification momentanée d'un protoplasma indifférencié et monoréfringent, les autres étant des différenciations permanentes, ayant une valeur morphologique. Dans les fibres transitoires, du premier groupe, Engelmann range les rayons protoplasmique d'Actinopherium et des autres Rhizopodes. Dans le second groupe, les fibres musculaires, les myonèmes, cils vibratiles, etc. Il admet qu'on peut démontrer que dans les fibres musculaires, les fibrilles sont le support de la contractilité et de la biréfringence ; « en ce qui concerne la biréfringence et la contractilité des cils vibratiles, aucun doute ne peut subsister que ces deux propriétés n'aient leur siège dans les fibrilles, et non dans la substance interfibrillaire ou périfibrillaire ». Dans une fibre musculaire striée, où il y a des articles isotropes et anisotropes, ce sont les anisotropes et probablement eux seuls, qui sont les supports de la contractilité.

Il est curieux d'opposer à ceci les recherches de Bottazzi sur la contractilité sarcoplasmique.

Tous les éléments contractiles sont biréfringents positifs uniaxes, et la direction de l'axe optique coïncide avec la direction du raccourcissement.

Dans l'ontogenèse de la fibre musculaire (cœur du poulet) et du cil vibratile (cils d'Infusoires), les apparitions de la biréfringence et de la contractilité sont liées. Enfin dans le développement de l'organe électrique de *Raja clavata*, aux dépens de muscles striés, la disparition de la biréfringence est une des caractéristiques de l'apparition de la nouvelle fonction de l'organe, et de la cessation de ses propriétés contractiles.

En dehors des éléments contractiles vivants, tous les éléments fibrillaires des tissus qui sont biréfringents, uniaxes, positifs, et capables de gonflements appréciables sous certaines influences, possèdent le pouvoir de se raccourcir suivant leur axe optique en s'épaississant (tendons, cornée, os, cartilage, poils, etc.). Les conditions produisant le gonflement cause du raccourcissement sont certains acides (acide lactique, acétique), des alcalis, des solutions salines et la chaleur, il en est de même pour les fibres musculaires.

Si la contractilité est nécessairement suivie de la biréfringence, la réciproque n'est pas vraie, et la biréfringence n'est pas nécessairement suivie de contractilité. L'anisotropie optique est une condition *nécessaire* et *absolue* pour la contractilité, mais elle n'est pas suffisante. Engelmann étudie ensuite les phénomènes de raccourcissement provoqués sous diverses influences, et surtout par la chaleur, dans un certain nombre de corps en état de biréfringence : tendons, tissu élastique, fibres de fibrine, caoutchouc et enfin dans des *cristaux* uniaxes (spath). « Les cristaux uniaxes biréfringents peuvent se raccourcir par échauffement, dans certaines directions déterminées par la position de leur axe optique ».

Il y a donc pour lui assimilation complète entre la contractilité d'une fibre musculaire et un phénomène de dilatation thermique.

La conclusion générale du mémoire d'Engelmann est que la biréfringence et la contractilité sont toujours liées : sans biréfringence, pas de contractilité.

Malgré la ressemblance qu'il semble y avoir à première vue entre les « disdiaclasses » de Brücke et les « inotagmes » d'Engelmann, les deux hypothèses, tout au moins dans l'esprit de leurs auteurs, sont loin d'être identiques. Pour Brücke, le « sarcous element » est en somme constitué par un groupement de *noyaux cristallins*, une sorte de poussière de vrais petits cristaux *indépendants* et *indéformables*, et dont la biréfringence est du même ordre de phénomènes que celle d'une lame de quartz ou de mica, une biréfringence naturelle. Sa théorie est en somme, comme nous l'avons déjà fait remarquer, une adaptation de la théorie des noyaux cristallins et des assemblages réticulaires dont l'application cristallographique est bien connue.

Pour Engelmann, au contraire, les fibrilles élémentaires servant de base à la fibre sont constituées de fibres de certains complexes moléculaires biréfringents *par tension et capables de se gonfler (quellungs fähige)* et de se raccourcir : une file de petits morceaux de caoutchouc étirés. Les inotagmes sont donc des biréfringents accidentels dont l'anisotropie n'est qu'un résultat et une fonction de la phase qu'occupe la fibre dans le cycle normal de sa contraction ; par la contraction la biréfringence de l'inotagme diminuerait et par le relâchement de la fibre elle augmenterait ; par conséquent le zéro n'étant jamais atteint, l'inotagme serait toujours en déséquilibre, et plus ou moins tendu.

Je pense que l'on voit, sans plus insister, les différences essentielles entre les deux conceptions de Brücke et d'Engelmann, en même temps que les conditions contradictoires qu'elles imposent à la physique musculaire. Un biréfringent accidentel — du caoutchouc que l'on a étiré —

conserve, si l'on a dépassé des limites d'élasticité données, une certaine déformation permanente, avec une certaine biréfringence résiduelle. Le système présente une sorte d'hystéresis, tout se passe comme s'il était trop visqueux pour revenir immédiatement à son état primitif ; le fait de le chauffer peut diminuer le frottement interne, par conséquent l'espace de temps dans lequel l'équilibre définitif — le zéro de tension et de biréfringence — peut être atteint (1). Le caoutchouc avec sa déformation permanente est en état d'équilibre instable, et la variation qu'il effectue pour atteindre sa position d'équilibre stable est suffisamment indépendante de celle qui lui imposerait son coefficient de dilatation thermique. Quoique dépendant jusqu'à un certain point de la température elle est nécessairement irréversible vis-à-vis de celle-ci et il ne peut reprendre son équilibre et sa biréfringence instables que s'il intervient une nouvelle force étrangère au système (2). La biréfringence est alors la traduction optique de cet équilibre instable, et du phénomène irréversible qui peut le suivre.

Le cas du cristal, biréfringent naturel, au contraire est très différent, étant donné qu'il est, lui, en équilibre stable, et que dans une certaine limite tout au moins, les variations que peut lui imposer la dilatation thermique, sont parfaitement réversibles. Dans un cas la biréfringence est un des phénomènes primordiaux qui nous tiennent au courant des détails intimes du mécanisme de la contractilité, dans l'autre elle peut n'être qu'une sorte d'épiphiénomène.

Il y aurait beaucoup d'objections de détail à faire aux recherches d'Engelmann, dont plusieurs soulèvent des controverses ; nous les examinerons au courant de l'exposition de nos expériences lorsque l'occasion s'en présentera.

Les trois théories fondamentales que nous venons de voir — celle de la biréfringence naturelle des muscles (Brücke), celle de la biréfringence accidentelle de tous les organes contractiles (Engelmann), celle de la *non anisotropie* des muscles et des divers autres corps s'éclairant entre nicols croisés (Rouget) — ont eu une fortune très inégale.

Les recherches de quelques auteurs, Newmann (1879), Nasse (1882), Hermann (1880), Schipiloff et Danilewski (1881), etc., ont apporté un certain nombre d'arguments à la première ; Ranvier (1880), indépendamment d'Engelmann, puis celui-ci et ses élèves (von Ebner, 1882) ont

1. L'expérience est facile à faire avec du « Para » pur.

2. La phase de relâchement d'un muscle contracté, c'est-à-dire son retour au repos, serait donc, d'après cette théorie, celle qui nécessiterait les échanges d'énergie les plus considérables, ce qui se conçoit assez difficilement.

tenté de consolider la seconde, qui semble admise aujourd'hui sans conteste par la plupart des traités classiques de Physiologie ou d'Histologie. Enfin la troisième considérée comme insoutenable, est complètement tombée dans l'oubli, et n'a été restaurée en partie, sur des bases complètement modifiées d'ailleurs, que tout récemment (Vlès, Mackinnon, 1908-09).

Newmann (1879) admet que la biréfringence du muscle tient à des graisses, soit libres, soit combinées dans le plasma, les premières étant directement solubles dans l'alcool-éther, les secondes nécessitant une action préalable de HCl à 1 0/0. L'expérience principale sur laquelle Newmann se base consiste à traiter deux masses égales de substance musculaire par l'alcool-éther, la première directement, la seconde après passage de 24 heures dans HCl à 1 0/0. Le second extrait est beaucoup plus considérable que le premier, et se compose de graisses et d'acides gras.

Cette expérience est en somme assez peu démonstrative, l'action d'HCl ne se bornant pas nécessairement à déplacer des acides gras, mais pouvant altérer aussi des albuminoïdes; l'épuisement plus parfait de la fibre par cette seconde méthode peut très bien, comme nous le verrons par les recherches de Schipiloff et de Danilewsky, n'être accompagné qu'accessoirement par une action de HCl sur une substance biréfringente très différente des graisses.

Une observation intéressante indiquée par Newmann est celle des muscles congelés : un muscle vivant de Grenouille gelé, se montre entièrement biréfringent, les striations ayant disparu; la segmentation de la biréfringence reparaît avec le relèvement de la température.

Ranvier (1880) admet, comme Brücke et Engelmann, que la biréfringence de la fibre striée est segmentée : « le disque épais est biréfringent, 2^o) le disque mince l'est à un degré moindre, 3^o) la bande claire est isotrope ». Quant à la nature de la biréfringence, il l'assimile nettement à celle du caoutchouc étiré, dans une comparaison célèbre : un ruban de « caoutchouc de bouteille non vulcanisé », est fortement étiré et refroidi pendant son extension de façon à demeurer rigide sans revenir sur lui-même; si l'on chauffe de place en place avec les doigts le ruban rigide, la rétraction du caoutchouc s'effectue aux endroits chauffés (c'est l'expérience que nous indiquions plus haut) et la bande « se trouve composée de ventres élastiques alternant avec des nœuds rigides ». La bande en question portée sous le microscope polarisant, se montre « constituée par une succession de segments rigides anisotropes et élastiques monoréfringents ». La conclusion de cette comparaison est que « il serait erroné de croire que la propriété de double réfraction entraîne fatale-

ment avec elle celle de la contractilité. Dans ce dernier ordre d'idées, nous serions, en effet, conduits à admettre que le caoutchouc énervé, les faisceaux conjonctifs, certaines régions des certilages, biréfringents comme le muscle, sont aussi contractiles que lui. De cette comparaison même, que je viens de faire, découle une élimination par l'absurde de la théorie de Brücke, car on sait, par exemple, que rien n'est moins contractile qu'un cartilage ou qu'un tendon ». Il est intéressant de constater que des expériences analogues de caoutchouc étiré sont interprétées de deux manières très différentes par Ranvier et par Engelmann, l'un concluant de sa comparaison que la liaison entre la biréfringence et la contractilité est absurde, l'autre tirant de l'assimilation de la rétraction du caoutchouc à la contraction musculaire un argument en faveur de cette même liaison et de ses corollaires.

Hermann (1881) étudie les variations des constantes optiques de muscle pendant diverses phases de la contraction, au moyen d'une très ingénieuse méthode stroboscopique. Il emploie des gastrocnémiens de Grenouille entiers, et évalue les teintes à l'estime ; il observe que lorsque l'excitation est donnée sur le muscle empêché de se déformer, à aucune phase de la contraction, même à l'excitation, il n'y a de variation de la teinte.

Nous n'insistons guère sur ces premiers points qui relèvent du domaine de la contraction.

Hermann étudie ensuite les variations de la biréfringence par traction au moyen de faisceaux de fibres de la cuisse de Grenouille étirés par entraînement d'une platine mobile de microscope. A la tension, la teinte décroît sans exception ; mais cette décroissance tient-elle à une variation de la différence de marches ou bien simplement à l'amincissement de la fibre ? Hermann essaye d'évaluer l'ordre de grandeur de la variation d'épaisseur et constate que la différence de marches décroît d'une façon plus considérable que cela ne correspondrait à la valeur calculée d'après les variations d'épaisseur, ce qui tiendrait à faire admettre soit une baisse effective de la différence de marches, soit une erreur systématique dans le calcul des épaisseurs. Hermann considère le premier cas comme très invraisemblable : d'après l'analogie avec le verre étiré, on devrait s'attendre à une augmentation de la différence de marche, et il est plus probable qu'il y a un aplatissement supplémentaire de la fibre pendant la tension.

Hermann tente alors de comparer la teinte d'épaisseurs égales de deux muscles, l'un tendu et l'autre non, placés à côté l'un de l'autre, et serrés entre deux lames de verres : un couturier tendu, et un cutané non tendu.

Dans ces conditions, le muscle tendu a une différence de marche plus grande que le muscle non tendu, « also in Sinne einer Zunahme des Positivität sprachen », mais par contre les deux muscles ramenés à une même tension lui montrent que la différence de marches est plus grande dans le couturier ; cette expérience est donc entachée d'une cause d'erreur qui tient à ce que les divers muscles d'un même animal présentent toujours des différences, tenant à l'inégalité topographique des tissus interstitiels. Pour trancher cette question, Hermann enfin examine un même muscle sous épaisseur constante, avec une tension variable : dans ce cas, la teinte n'est sensiblement pas changée malgré la tension.

Il conclut que la *tension est sans influence sur les constantes optiques des substances anisotropes du muscles*.

Si donc l'excitation et le changement de formes ne modifient pas les constantes optiques, la contraction normale doit, comme l'avait déjà observé Brücke, faire monter la teinte. Hermann confirme le fait.

En conséquence, Hermann considère que ses expériences s'accordent parfaitement avec l'hypothèse des disdiaclasses de Brücke, mais il ajoute qu'il lui semble douteux que l'anisotropie du muscle ait une signification fonctionnelle ou morphologique.

Les recherches de Schipiloff et Danilewsky sur la chimie musculaire arrivent également à une confirmation des idées théoriques de Brücke, qu'ils matérialisent en quelque sorte sous une forme concrète. Ces auteurs, dans leurs études sur la myosine, constatent le maintien ou la disparition de la biréfringence sous diverses actions. La plus grande partie de la biréfringence provient de la myosine. Celle-ci éliminée, il ne reste qu'une faible biréfringence de la paroi des « cases » de Krause (Z, etc.). Un muscle dont on a extrait la myosine, et fortement gonflé par un acide, ne montre aucune trace de biréfringence ; des traces de l'éclairement de la paroi des cases subsistent lorsque le muscle sans myosine est traité par une petite quantité d'alcool ou de NaOH ; des rétracteurs énergiques (alcool, glycérine, tannin concentré) produisent un résultat plus intense. Ces biréfringences résiduelles proviennent-elles d'une autre sorte de myosine, moins soluble, contribuant à la constitution des cases ? l'étude chimique des muscles dont la myosine a été épuisée montre que leurs cendres, au contraire de celles de la myosine contiennent une grande quantité d'acide phosphorique, lié dans la substance fraîche à des molécules organiques. Il y a un rapprochement à faire entre cette structure et celle de la lécithine ; et en effet l'action à chaud de l'alcool ou de l'éther éthylique sur les muscles exempts de myosine en extrait un corps qui a des affinités avec la lécithine. Cette lécithine a donc son siège dans les parois des cases de Krause. L'objection que

cette lécithine peut provenir des nerfs du muscle peut être réfutée : avec 700 grammes de viande dont la graisse et les nerfs ont été soigneusement éliminés, on trouve 1,5 à 2 gr. de lécithine, quantité relativement considérable. Les réactions agissant sur la lécithine vont, dans le muscle sans myosine, achever la disparition de la biréfringence en même temps que détruire la case : l'éther à 40°, l'essence à ébullition, le chauffage en tube scellé à 100° avec de l'eau, etc... La biréfringence des parois des cases dépend uniquement de la lécithine, les albuminoïdes résiduels des parois étant dépourvus de réaction optique. Toutes ces recherches se complètent par la constatation de la biréfringence de la lécithine extraite du jaune d'œuf, ou même des muscles par l'éther, et examinée à l'état cristallisé ou amorphe.

La biréfringence de l'intérieur des cases (disque Q) est due à la myosine ou à une substance qui disparaît avec elle, mais dans l'extrait par le procédé Danilewsky, on ne trouve aucune autre substance. Pour plus de sûreté les auteurs tentent l'isolement de la myosine.

Les solutions de myosine très concentrées dans HCl ou AmCl ne montrent aucune biréfringence appréciable même sous 8 mm. d'épaisseur, ce qui s'accorde avec les observations (Brücke, Valentin) d'après lesquelles les muscles gonflés par un acide ou un alcali perdent leur biréfringence. La myosine n'est donc point en solution dans le faisceau musculaire. Si par contre on dessèche sur une lame de verre une goutte d'une solution chlorhydrique de myosine concentrée et filtrée, on obtient un petit résidu montrant une très belle biréfringence, qui persiste soit à l'état sec, soit à l'état humide. Une tache biréfringente analogue peut s'obtenir en desséchant une solution chlorhydrique de myosine neutralisée dans un excès de NaOH. Si l'on effectue prudemment la neutralisation de HCl, et si du dépôt obtenu l'on extrait l'eau au moyen de papier à filtrer, ce dépôt montre une biréfringence croissant avec la diminution de l'eau.

Les mêmes recherches sur les solutions acides et alcalines de divers albuminoïdes ne montrent aucune propriété analogue.

La conclusion est que la biréfringence du faisceau de fibres lavés à l'eau, et contenant encore sa myosine provient de la myosine.

Les solutions de myosine capables de produire un résidu biréfringent sont des suspensions, et non de vraies dissolutions. La myosine syntonisée à chaud (40-50°) par un faible excès d'HCl, montre de la biréfringence dans les mêmes conditions qu'avant, et conserve le même caractère de suspension. Avec HCl plus fort (2 0/0) et à 70-90°, la suspension se clarifie, devient une vraie solution, et perd en même temps sa biréfringence. Le caractère chimique de la sytonine n'a pas changé

après le passage à l'état de solution vraie et la perte de la biréfrérence ; dans les deux états optiques différents, il n'y avait donc que des différences physiques. Les mêmes expériences ne peuvent pas se faire directement sur la myosine, qui subit dans ce cas des modifications chimiques, mais des expériences indirectes sont possibles.

En conclusion, la myosine et sa syntonine peuvent exister dans deux états physiquement différents :

1° A l'état de particules très fines, invisibles au microscope, biréfringentes ; 2° sans ces deux qualités. Si la biréfringence est en général fonction d'un état cristallin, on doit en conclure que les modifications biréfringentes de myosine et de syntonine sont représentées par des particules cristallines. La transformation de la myosine en syntonine avec persistance de la biréfringence est très remarquable : il n'y aurait pas de perte de la forme cristalline, cette forme ne serait donc pas analogue à des cristaux ordinaires fixes, mais les particules cristallines en question seraient assez flexibles et déformables pour que des modifications atomiques légères soient possibles à leur intérieur (1).

En résumé les conclusions de Schipiloff et Danilewsky sont les suivantes :

1° Le système de charpente de la case de Krause isolé est faiblement biréfringent, sa biréfringence provenant de la lécithine ;

2° La substance anisotrope du contenu des cases consiste en myosine (2). La biréfringence de ces disques ne peut s'expliquer que par un état cristallin de la myosine ;

3° Cette myosine peut supporter plusieurs changements physiques ou chimiques sans perdre cette forme cristalline ;

4° Ces particules cristallines de myosine peuvent être considérées comme une matérialisation de l'hypothèse des didiaclastes de Brücke.

Presque en même temps que Schipiloff et Danilewsky, Nasse (1882) arrive par des voies un peu différentes à des conclusions assez voisines : pour lui, il y a aussi identité de la substance anisotrope et de la myosine. Nasse étudie longuement l'action de la chaleur sur la biréfringence ; le chauffage à sec à 120-130° pendant plusieurs jours lui

1. Il est curieux d'effectuer un rapprochement entre cette théorie et les cristaux liquides de Lehmann.

2. Cf. Danilewsky, 1882, au sujet de la myostroïne. Revenant sur ses expériences précédentes, Danilewsky admet qu'il peut extraire du muscle la totalité de la myosine (au moyen d'AmCl à 5 0/0) sans altérer la structure de la fibre ni sa biréfringence. La substance biréfringente serait alors fondamentalement formée d'une autre substance protéique, qu'il appelle *myastroïne*. Holmgreen (1893) arrive à la même conclusion.

paraît sans effet sur la biréfringence et la coction dans l'eau pendant une centaine d'heures n'en amène pas une disparition complète. Nasse signale une régénération partielle de la biréfringence d'un muscle, détruite par un acide, sous l'influence d'un alcali : Müller avait déjà indiqué un fait analogue pour le tissu conjonctif. Enfin les solutions salines qui dissolvent la myosine, altèrent toutes la biréfringence du muscle frais.

Quant à l'interprétation de l'état de la substance biréfringente dans le muscle, Nasse fait intervenir les micelles de Nægeli (Kristallinischen Molekülgruppen), tout aussi hypothétiques que les disdiaclasses de Brücke, sinon plus.

Von Ebner (1882) consacre un gros mémoire à la biréfringence des corps organisés en général, où il se montre au contraire tout à fait partisan des théories d'Engelmann. Pour lui, toute biréfringence des corps organisés — et celle des muscles en particulier — est entièrement due à de la tension. Il étudie sur des muscles striés et lisses comme les auteurs précédents l'action de la chaleur, de divers réactifs, et de déformations mécaniques. C'est à vrai dire la partie la plus intéressante de son mémoire. Il reprend les expériences de Hermann sur l'étirement d'une fibre musculaire suivant son axe, et pense montrer que contrairement à Hermann, les constantes optiques varient avec la tension ; il tente également par un ingénieux dispositif de mesurer les variations de biréfringence d'une fibre comprimée suivant son axe. Nous reviendrons sur ces expériences plus loin. Une longue discussion essaye de faire cadrer ces résultats avec la théorie de l'élasticité de Neumann. Ces recherches de von Ebner ont été parmi celles qui ont le plus contribué à consolider la théorie d'Engelmann.

Parmi les recherches plus récentes apportant quelques théories ou quelques arguments sur la nature ou l'état de la substance biréfringente, je citerai celle de Rollett (1891), celles de Enriques (1901) qui a vu dans les muscles d'insectes en histolyse la disparition de la biréfringence s'accompagner, sous l'influence de certains réactifs, de l'apparition de cristallisation au voisinage du muscle. Il admet que ces cristaux ne sont qu'une transformation de la substance biréfringente.

Raphaël Dubois, dans ses diverses recherches sur l'hydratation émet l'opinion que les différences des divers disques uni- ou biréfringents tiennent à des différences d'hydratation.

Ugo Soli (1907) observe les muscles lisses du jabot de divers oiseaux et constate qu'à certains stades de contraction la biréfringence de la fibre lisse, qui est totale au repos, devient segmentée. Cette observation est à rapprocher de la théorie de Rouget, qui, comme nous l'avons vu

plus haut, admettait que la striation des fibres striées était un stade de contraction ; seulement Rouget considérait que les stries obscures en lumière polarisée étaient dues à des plissements éliminant les rayons lumineux, en somme une fausse segmentation. Ugo Soli admet au contraire pour ses fibres lisses que la contraction « *ha per effetto di accumulare in vari punti della cellula (nei nodi di contrazione) la soztanza birefrangente* ». Il indique diverses observations analogues à celles de Brücke sur les sections transversales des fibres qu'il trouve obscures en lumière polarisée. Seulement toutes ses observations sur la structure optique des « *nodi di contrazione* » semblent entachées d'erreurs systématiques, du fait qu'il les a effectuées sur des fibres coupées après inclusion à la paraffine suivant la classique méthode des coupes ; or nous savons (Vlès 1908) que le chauffage, même à 40 ou 50°, tel qu'il est nécessaire pour l'inclusion, n'est pas du tout inoffensif pour la biréfringence musculaire.

Enfin je citerai pour mémoire mes propres notes préliminaires (1908-1909) où sont indiquées diverses observations sur la biréfringence musculaire.

En somme au point de vue de la nature de la biréfringence musculaire, la bibliographie peut être divisée en trois groupes :

1° Auteurs admettant que la biréfringence de la fibre musculaire est du type « *accidentel* » et due à un état de tension : Engelmann avec ses inotagmes (1875-1906), Ranvier (1880), von Ebner (1882).

2° Auteurs admettant que la biréfringence du muscle est du type « *naturel* » et due en quelque sorte à des inclusions cristallines : Brücke (1858-1871), Hermann (1881), Schipiloff et Danilewsky (1882) dont le mémoire est considéré généralement comme la démonstration la plus directe de cette théorie ; on peut rattacher à ce groupe la théorie micellaire de Nasse (1882), et les observations d'Enriques (1901) et de Ugo Soli (1907).

3° Il faut faire un groupe à part de la théorie de Rouget sur la non-biréfringence musculaire.

Si les auteurs sont loin de s'entendre sur la cause de la biréfringence musculaire, ils sont aussi peu d'accord sur la répartition topographique de la biréfringence dans la fibre. Je n'entrerai pas dans l'analyse détaillée des nombreux mémoires histologiques se rapportant à ce sujet, je me contenterai de grouper sommairement les principales opinions (1) :

1. Je renvoie sans insister, pour toute la bibliographie strictement histologique, aux excellentes revues des « Questions musculaires » de Prenant.

1° Auteurs admettant que la biréfringence de la fibre musculaire striée n'est pas segmentée, les stries dites isotropes seraient dues à des réflexions totales sur des dénivellations de la surface : Valentin (1864), Rouget (1864-1881), Merkel, Wagener, Kein, Haycraft (1891); Ilürthle (1909) dans ses belles recherches chronophotographiques sur la fibre striée de l'Hydrophile, admet que les fibrilles sont totalement biréfringentes.

2° Auteurs admettant que la fibre musculaire striée a une biréfringence réellement segmentée, les disques isotropes sont une réalité : Brücke, Engelmann, Ranvier, Nasse, Rollett (1891) qui a étudié les muscles au moyen de son spectropolarisateur; Flogel; Meigs (1908) qui cependant admet que la substance biréfringente remplit à peu près tout le « segment » musculaire.

Ces divers auteurs sont loin d'être eux-mêmes d'accord sur la manière dont est répartie la biréfringence; les discussions sur la valeur biréfringente de telle ou telle strie seront rappelées au fur et à mesure de nos observations.

Nous examinerons dans le travail qui va suivre, trois points :

1° Les objections qu'a faites Rouget aux recherches de Brücke sont-elles absolument dénuées de fondement comme le disait von Ebner, et la théorie d'Engelmann de l'anisotropie optique générale des organes contractiles est-elle rigoureuse au point de vue physique ?

2° L'éclairement de la fibre striée entre nicols croisés est-il uniforme ou segmenté ?

3° Peut-on préciser la nature de la biréfringence musculaire, et y a-t-il intérêt à déterminer si elle est du type « accidentel » (Engelmann) ou du type « naturel » (Schipiloff et Danilewsky) ?

CHAPITRE II

Considérations théoriques

Conditions d'éclairement d'un corps entre nicols croisés

Pour qu'un corps donne une réaction entre nicols croisés, c'est-à-dire pour qu'il s'éclaire sur le fond obscur du champ du système optique, il faut que la vibration lumineuse issue du polariseur (1) subisse, dans la portion d'onde limitée interceptée par le corps en question, un certain nombre de perturbations.

L'éclairement se produira toutes les fois que la vibration polarisée rectilignement, émergée du polariseur, aura éprouvé avant d'arriver à l'analyseur une altération telle que sa composante rectiligne dans la section principale de l'analyseur ne soit plus nulle.

Ces phénomènes d'altération nécessitent de la part de l'objet l'une ou l'autre des diverses conditions suivantes :

1° Anisotropie et biréfringence

Le corps en question donne une réaction lorsqu'il est anisotrope et biréfringent. On sait qu'une onde lumineuse, traversant un milieu anisotrope, se dédouble en général en deux ondes de vitesse différente, qui ont des plans de polarisation rectangulaires déterminés par les caractéristiques de symétrie du milieu. Si le corps est de forte épaisseur, et si les différences de vitesse y sont considérables, les deux ondes peuvent émerger en des points topographiquement distincts; s'il est de faible épaisseur, elles vont se superposer à la sortie, et pouvoir

1. Nous supposons bien entendu qu'il n'arrive au corps en question que la lumière issue du polariseur, toute lumière latérale parasite étant éliminée; que l'objet n'est pas lumineux par lui-même, ni fluorescent. Il y a vis-à-vis de ces faits un ensemble de précautions qui semblent élémentaires mais qui paraissent avoir été négligées par un certain nombre d'auteurs.

interférer. Le résultat de l'interférence de ces deux vibrations rectangulaires sera, grâce à la différence de phases qu'elles ont acquise du fait de leurs chemins optiques différents, une vibration elliptique dont la composante dans le plan de polarisation de l'analyseur ne sera pas nulle.

Ce phénomène de biréfringence observé pour un corps homogène doit être considéré comme l'une des expressions de son anisotropie moléculaire ; je rappelle que certains corps biréfringents le sont naturellement et continuellement (biréfringence normale, de l'état cristallin) et que d'autres ne le sont que momentanément et accidentellement (biréfringence accidentelle), quand ils sont placés dans un champ de forces (mécanique : pression, tension ; électriques, magnétiques : phénomènes de Kerr et de Majorana) qui provoque une anisotropie momentanée.

Cette biréfringence accidentelle cesse en général avec le champ de forces qui la produit ; dans certains cas particuliers (colloïdes) elle peut lui persister pendant quelque temps (relaxation de Maxwell). La biréfringence accidentelle peut être uniaxe ou biaxe, suivant les caractères de symétrie du champ de forces producteur.

Sans entrer ici dans la discussion des théories de la biréfringence accidentelle, je rappellerai simplement qu'elle peut se concevoir comme produite, soit par distribution symétrique de molécules *elles-mêmes isotropes*, soit par orientation parallèle de molécules anisotropes et précédemment dispersées dans tous les azimuts. Ce qui nous fait dans l'ordre des complications croissantes des structures anisotropes, trois degrés possibles :

1° Molécules isotropes rangées symétriquement (biréfringence accidentelle) ;

2° Molécules anisotropes, orientées parallèlement (biréfringence accidentelle) ;

3° Molécules anisotropes, orientées parallèlement et rangées symétriquement (biréfringence normale : cristaux).

Les biréfringences accidentelles représentent en somme des formes inférieures de symétries moléculaires.

2° Isotropie, « biréfringence lamellaire », dépolarisation

Un corps isotrope ou formé de parties isotropes peut dans certaines circonstances amener une perturbation de la vibration incidente, de

façon à ce que la composante dans la section principale de l'analyseur ne soit pas nulle. Il faut envisager à ce point de vue les effets de la réflexion, de la réfraction et de la diffraction.

Je rappelle brièvement et sans insister, les phénomènes bien connus de déviation du plan de polarisation par réflexion ou réfraction, tels que les ont indiqués les lois de Malus, Brewster, Fresnel.

On sait par exemple que pour un phénomène de réfraction, si A est l'angle du plan de polarisation de la vibration incidente avec le plan d'incidence, A' celui du plan de polarisation de la vibration émergente avec le plan d'incidence, i et r les angles d'incidence et de réfraction du rayon lumineux, on a d'après la loi de Brewster :

$$\operatorname{tg} A' = \frac{\operatorname{tg} A}{\cos (i - r)}$$

L'expérience montre (Fresnel, etc.) que dans beaucoup de cas le phénomène d'altération par réflexion ou réfraction de la vibration rectilignement polarisée est plus complexe qu'une simple déviation, et qu'à l'émergence la vibration peut se trouver polarisée elliptiquement, circulairement, voire même mélangée à une proportion plus ou moins forte de lumière naturelle ; l'une des composantes de la vibration incidente, parallèlement ou perpendiculairement au plan d'incidence, a subi une « perte de phase ».

Je rappelle que la théorie électromagnétique et le calcul au moyen des équations fondamentales de Maxwell amènent à la conclusion que ces pertes de phase doivent être dues à des pellicules de surface, recouvrant la limite de séparation des deux milieux, et d'une épaisseur de l'ordre de $1/100$ de longueur d'onde ; Lord Rayleigh a montré que dans certains cas ces pellicules sont dues à des matières étrangères, et que si par exemple on élimine rigoureusement les traces de matières grasses qui recouvrent presque toujours la surface de l'eau, l'ellipticité des vibrations réfléchies par le liquide peut-être complètement supprimée. Drude a montré de même que les vibrations elliptiques produites par réflexion sur des faces de cristaux étaient dues à de minimes pellicules d'altération superficielles.

Les vibrations elliptiques résultant des pertes de phases par réflexion ou réfraction, produisent évidemment dans le champ du microscope polarisant, à des questions d'intensité près, les mêmes effets que celles issues d'un corps biréfringent. En particulier, elles ont une action sur le quartz teinte sensible dont la teinte montera ou descendra suivant la position du quartz par rapport aux plans d'incidence de la préparation.

Il est bien évident également que les effets perturbateurs de la réflexion ou de la réfraction seront d'autant plus considérables que le nombre des surfaces en jeu sera plus grand, et que le corps sera plus hétérogène; je citerai pour mémoire à ce propos la théorie de la polarisation lamellaire appliquée par Biot (1842) à l'étude de la biréfringence des aluns.

On sait que ces phénomènes de polarisation (ou mieux de dépolarisation, puisqu'ils tendent à altérer la symétrie de la vibration initiale) ne sont pas spéciaux à la réflexion et à la réfraction, et que la diffraction est également capable d'un effet perturbateur sur les vibrations polarisées.

Stokes (1849), à la suite d'expériences faites au moyen d'un réseau à 50 traits par millimètre, avait énoncé le théorème bien connu :

$$\operatorname{tg} \beta = \operatorname{tg} \alpha \cos \theta$$

α étant l'angle de la vibration incidente avec la normale au plan de diffraction, β l'angle de la vibration diffractée avec cette même normale, et θ l'angle du rayon diffracté sur le rayon incident. Mais les expériences de Stokes étaient de résultats assez peu réguliers, ainsi que celles d'Holtzmann qui reprit les mêmes démonstrations en 1856.

Brewster (1850) avait également étudié la « polarisation » et la « dépolarisation » par les réseaux.

Quincke (1873) montra que suivant l'angle de diffraction, les formes des ouvertures et l'état de la surface du réseau, c'est tantôt la vibration polarisée perpendiculairement au plan de diffraction, tantôt celle polarisée parallèlement qui possède la plus grande intensité. Il y a intervention de la nature même du réseau.

Les expériences sur les effets perturbateurs de la diffraction ont été encore repris en 1894 par K. Exner. Son dispositif est le suivant : un réseau de verre est fixé par sa face striée au moyen d'une goutte d'huile sur une lentille demi-cylindrique d'axe parallèle aux traits de réseau. La face polie du réseau est noircie, à l'exception d'une fente étroite parallèle aux traits. L'ensemble est alors installé, les traits du réseau verticaux, sur un goniomètre, dont la lentille collimatrice est remplacée par un nicol, la lunette contenant un analyseur.

La lumière incidente, polarisée à 45° des traits du réseau, est reçue normalement à la face plane du réseau; le rayon diffracté quel que soit son angle de diffraction émerge toujours normalement à la surface du demi-cylindre que forme la lentille, et il ne peut pas y avoir, à ce niveau, de polarisation parasite par réfraction. L'expérience montre dans ces conditions que la diffraction produit une rotation du plan de

polarisation, qui se rapproche toujours du plan de diffraction ; la loi de Stokes se trouve sensiblement vérifiée.

Enfin, je signalerai pour mémoire les expériences de Hertz sur l'action des réseaux vis-à-vis des ondes électriques, et celles de Dubois et Rubens (1893-1904) sur la polarisation de l'infra-rouge dans des conditions analogues.

Une catégorie de phénomènes plus compliqués, mais se rattachant aux précédents d'une manière assez directe, est celle qui envisage les perturbations imprimées aux vibrations par la traversée de complexes hétérogènes formés d'éléments isotropes. Ces complexes peuvent produire dans certains cas des « effets biréfringents » absolument analogues à ceux que l'on obtiendrait de corps cristallins, et l'on conçoit tout l'intérêt de ces phénomènes vis-à-vis des explications de certaines constitutions pseudo-cristallines.

L'étude des effets optiques de mélanges de corps isotropes en couches stratifiées ou en éléments diffracteurs, a donné lieu récemment à d'assez nombreuses recherches expérimentales et théoriques, parmi lesquelles je citerai celles de lord Rayleigh, Wiener, Lampa, Braun, Friedel, Havelock, etc.

Lord Rayleigh (1892) a envisagé théoriquement qu'un milieu isotrope renfermant des corps cylindriques parallèles, très petits par rapport à la longueur d'onde, pouvait produire une double réfraction.

D'autre part, Wiener (1904) a montré analytiquement qu'un corps à structure lamellaire, résultant de couches alternes de deux substances de constantes diélectriques différentes, doit se comporter comme un uni-axe, dont l'axe optique est perpendiculaire à la zone des couches. Si n_1 et n_2 sont les indices de réfraction des deux substances, δ_1 et δ_2 leurs proportions telles que $\delta_1 + \delta_2 = 1$, les indices du rayon extraordinaire n_e et du rayon ordinaire n_o seront donnés par les équations :

$$\left\{ \begin{array}{l} n_o^2 = \delta_1 n_1^2 + \delta_2 n_2^2, \\ \frac{1}{n_e^2} = \frac{\delta_1}{n_1^2} + \frac{\delta_2}{n_2^2}. \end{array} \right.$$

Les expériences projetées par Wiener comme vérifications de sa théorie, et de la réalisation desquelles je n'ai pas connaissance, devaient consister à examiner l'effet sur les ondes électriques de couches alternatives de plaques de verre et de lames d'eau.

Je ne m'arrête pas à la théorie de Lampa déjà plus éloignée d'une application immédiate, et qui envisage l'effet d'un diélectrique isotrope à disposition anisotrope ; les problèmes traités par Lampa sont ceux

d'un diélectrique dans lequel sont placés, aux nœuds d'un réseau cubique, de petits conducteurs ellipsoïdaux ; et d'un diélectrique dans lequel de petits conducteurs sphériques sont disposés aux nœuds d'un réseau parallélipipédique.

Les recherches de Braun sont beaucoup plus importantes comme résultats pratiques. Braun (1904) étudie tout d'abord un problème complétant ceux de Lampa : un diélectrique isotrope, contenant des particules d'un autre diélectrique également isotrope mais de constante diélectrique plus grande, les particules étant réparties différemment dans les trois directions de l'espace. Dans ce cas on doit obtenir encore un effet de biréfringence, à condition que le mélange des deux diélectriques constitue un corps suffisamment homogène par rapport à la longueur des ondes incidentes.

Le dispositif expérimental de Braun consistait en une sorte de réseau dont les nœuds étaient constitués par des briques parallélipipédiques en terre réfractaire, entre lesquelles s'intercalaient des intervalles d'air de même dimension ; le réseau était composé de deux traverses de briques larges de 6 centimètres, et l'épaisseur dans le sens de propagation des ondes fut successivement portée de 24 centimètres (épaisseur d'une brique) à 2 m. 50. Les ondes étaient produites par le procédé Righi, au foyer d'un miroir concave cylindrique qui servait de polariseur ; l'analyseur était constitué par un miroir cylindrique analogue au foyer duquel se trouvait un résonateur. Les longueurs d'ondes utilisées avaient pour valeur $\frac{\lambda}{2} = 17, 24, 34$ et 70 centimètres.

Avec ce dispositif, Braun a mis en évidence, à l'émergence du massif de briques, une vibration elliptique ou circulaire suivant l'épaisseur employée : pour $\frac{\lambda}{2} = 34$ centimètres, avec une épaisseur de deux briques et demie, la vibration était presque circulaire ; avec trois épaisseurs de briques, la vibration, elliptique, avait son grand axe à 90° de l'oscillateur. Mêmes résultats avec six épaisseurs de briques ; avec huit ou neuf, la vibration redevenait circulaire, enfin avec dix briques l'axe principal se plaçait parallèlement à l'oscillateur. Dans aucun cas la vibration rectiligne n'a pu être obtenue. Le contrôle de ces expériences était fait en doublant la longueur d'onde $\left(\frac{\lambda}{2} = 70 \text{ cm.}\right)$ ce qui intervertissait la position des axes principaux des ellipses. L'estimation de la biréfringence apparente a donné 0,22, ce qui est évidemment énorme si on compare ce chiffre à ceux qui nous sont habituels pour le spectre visible.

Braun a tenté de transposer ces données dans le spectre visible, dans une longue série d'expériences (1905) :

1^o Une couche de 1 mm. d'épaisseur de brins rectilignes de coton de verre se comporte comme une lame biréfringente dans l'air et dans le méthane dichloré ($n = 1,74$) ; dans l'huile de cèdre ($n = 1,51$), la réaction a presque disparu. C'est la réalisation expérimentale du problème que lord Rayleigh avait traité théoriquement (1892) et que nous avons signalé plus haut.

2^o Une lame de verre est plongée alternativement dans une solution étendue de collodion ($n \doteq 1,517$) et une solution alcoolique de résine d'aloès ($n = 1,56$) en laissant sécher dans l'intervalle chacune des couches ainsi déposées ; la pellicule formée est découpée en petits carrés et l'on superpose 30 de ces carrés. En portant cet ensemble en lumière polarisée convergente, on obtient la croix noire classique ; pour une superposition de 80 carrés (ce qui d'après les estimations de Braun représente 3.000 des couches élémentaires) il apparaît le premier anneau isochromatique. Une couche de collodion de même épaisseur ne donne rien.

3^o Des plaques de gélatine, plongées dans l'eau jusqu'à ramollissement, sont découpées en losanges que l'on plonge dans l'alcool méthylique et qu'on empile à sept ou huit avec une orientation identique entre deux plaques de verre. L'ensemble donne la croix et les anneaux des biaxes.

En choisissant les portions de ces gélatines qui sont optiquement les plus régulières et en superposant une quinzaine de ces lamelles, on peut obtenir par rotation de 45° de la préparation, la séparation des lignes neutres en deux courbes parfaitement distinctes. Avec une préparation de 2 mm. 8 d'épaisseur, les anneaux sont aussi larges qu'avec une plaque de spath de 0 mm. 1.

De ces expériences, la première est évidemment la plus intéressante et la plus démonstrative. Il n'est en effet pas rigoureusement sûr qu'avec les lamelles de colloïdes superposées, il n'intervienne pas une biréfringence accidentelle de ces lamelles beaucoup trop faible pour être mise en évidence sur une seule, mais s'intégrant dans l'ensemble de la préparation. La couche superficielle d'un colloïde desséché, comme dans la seconde expérience, ou d'un colloïde précipité, comme dans la troisième, n'est pas à coup sûr quelque chose d'isotrope, étant données les rétractions superficielles que le desséchement ou la précipitation y ont introduites ; je rappelle à ce propos l'expérience des rayons lumineux courbes que l'on obtient dans les gelées de gélatine où la surface est plus concentrée que le centre et qui représente en gros, une sorte de

phénomène d'anisotropie du même ordre. Un témoin de l'ambiguïté de ces expériences est le soin avec lequel Braun choisit les losanges de gélatine les plus réguliers optiquement ; des biréfringences résiduelles peuvent certainement même y subsister par suite d'un ramollissement incomplet par l'eau. D'autres expériences sont encore indiquées par Braun (1905) ; il tente d'obtenir des réseaux par pulvérisation de métaux par décharges électriques : un fil de métal très mince, 0 mm. 05 environ, est tendu au contact d'une plaque de verre et est traversé par la décharge d'une forte batterie ; la pulvérisation du fil produit des sortes de filaments très fins perpendiculaires à la position primitive du fil. Entre nicols croisés, on constate que cette sorte de réseau polarise la lumière. Cette expérience est du reste controversée par Cotton et Mouton, qui admettent que le verre-support est devenu lui-même biréfringent au cours de l'opération. Braun étudie ensuite, au point de vue des effets de réseaux, des imprégnations à l'or de coupes minces de bois, et y observe le dichroïsme qu'Ambronn avait d'ailleurs déjà signalé par cette technique. Braun considère ce dichroïsme comme un effet de réseau.

Friedel (1906) a tenté de vérifier expérimentalement la théorie de Wiener sur la biréfringence lamellaire, au moyen de lames de verre recouvertes de couches alternatives d'iodures d'argent et de cuivre obtenues par projections cathodiques ; il en obtient un « effet biréfringent ».

En dernier lieu Havelock (1906) donne une théorie complémentaire de celles de Lampa et de Braun, et étudie l'effet optique d'obstacles sphériques rangée en ordre rectangulaire (*Æolotropic distribution*) ; l'effet est celui d'un cristal uniaxe d'axe optique parallèle à l'une des directions du réseau rectangulaire. Havelock tente d'appliquer sa théorie à la biréfringence accidentelle par champs de forces mécaniques ou magnétiques, dans les solutions colloïdales, où il considère que la déformation consiste en changements de distribution des particules colloïdales.

Je ferai remarquer que pour un certain nombre de cas tout au moins cette théorie est contredite par les recherches de Cotton et Mouton (1906-1910) sur la biréfringence et la polarisation rotatoire magnétiques ; ces auteurs ont observé au moyen de l'ultramicroscope que des colloïdes placés dans un champ magnétique de 13.000 unités et nettement biréfringents de ce fait, ne présentaient aucun assemblage régulier des granules perceptible. Cotton et Mouton admettent que les granules sont, soit asymétriques, soit eux-mêmes anisotropes, et qu'ils s'orientent simplement sous l'effet du champ, comme les poussières

cristallines employées par Meslin dans le dichroïsme magnétique de ses « liqueurs mixtes ».

On voit par le court aperçu que nous venons d'en donner, que ces questions de dépolarisation par diffraction et d'effets optiques de mélanges isotropes, paraissent pouvoir se rattacher par des liaisons insensibles à beaucoup de phénomènes de biréfringence accidentelle : à la limite, les granules de Havelock devenant des molécules, on est conduit aux biréfringences analogues à celle du verre comprimé par exemple. Seulement, dans les mélanges des corps isotropes, l'anisotropie de distribution peut représenter un état d'équilibre stable, tandis que dans l'autre cas l'anisotropie de structure est un état d'équilibre instable, intimement lié à l'existence d'un champ de forces dont il n'est que l'expression.

En résumé, des « effets biréfringents » peuvent être produits par des corps isotropes, en général hétérogènes, qui sont le siège de phénomènes de réflexion, de réfraction ou de diffraction : *la réaction entre nicols croisés qui résulte d'un « effet biréfringent » n'implique donc pas nécessairement une molécule cristalline ou la présence d'un champ de forces.* Dans la suite de ce travail, et pour éviter toute confusion de langage, nous conserverons le vieux terme de « dépolarisation » pour désigner les perturbations optiques apportées aux vibrations polarisées par des corps isotropes, la « dépolarisation » sera donc pour nous tout « effet biréfringent » qui n'est pas produit, soit par un corps cristallin, soit par un corps déformé par un champ de forces. Et le terme de « biréfringence vraie » pourra être appliqué sans ambiguïté à ces deux cas de structure moléculaire en état d'anisotropie continue ou momentanée.

3° Polarisation rotatoire

Un corps peut enfin donner une réaction entre nicols croisés s'ils possèdent un pouvoir rotatoire. Mais ce cas est sensiblement négligeable au point de vue des études microscopiques, par suite de l'ordre de grandeur de ses phénomènes. Les épaisseurs des corps examinés sont en général beaucoup trop faibles ; en particulier, la propriété générale de lévogyration des albuminoïdes passe absolument inaperçue à l'examen microscopique des divers tissus. Certaines réserves sont à faire malgré tout pour le cas très particulier et extrêmement rare où la polarisation rotatoire pourrait se surajouter à de la biréfringence (certains cristaux liquides de Lehmann, par exemple). Etant donné la rareté de ces cas,

je crois inutile d'insister et je renvoie pour la théorie de ces phénomènes au travail de Gouy (1885).

Procédés de diagnose

La possibilité de la coexistence d'« effets biréfringents » provenant de corps anisotropes et de corps isotropes rend le problème de la « biréfringence des corps organisés » extrêmement complexe. En effet, dans les systèmes généralement très petits et compliqués que présentent les préparations de tissus et d'organes, où les surfaces sont multiples et les variations d'indices de réfraction fréquentes, les phénomènes de dépolarisation paraissent *a priori* devoir prendre ainsi que l'avait pensé Rouget une importance assez considérable. Il est à noter à ce propos que dans sa théorie relative aux organes contractiles Engelmann a conclu directement de l'éclairement qu'il observait dans tous les cas à une anisotropie générale, alors qu'une telle conclusion ne s'imposait pas directement et sans démonstration aucune; rien dans le premier mémoire d'Engelmann (1875) sur la biréfringence et la contractilité et rien non plus dans le dernier (1906) où il résume sa théorie ne montre qu'il se soit préoccupé d'éliminer cette objection; et le nom de Rouget, dont le travail aurait peut-être pu éveiller son attention sur ce danger, n'est cité ni dans l'un ni dans l'autre.

Est-il possible de mettre en évidence l'origine d'un effet biréfringent, ou dans d'autres termes est-il possible de discerner les phénomènes de « dépolarisation » des phénomènes de « biréfringence vraie » ?

I. — Dans l'un et l'autre cas, l'onde émergeant de la préparation est formée de lumière à vibrations elliptiques; *la nature même de la lumière* ne peut donc pas être en général utilisée comme signe différentiel, ainsi qu'elle pourrait l'être dans les cas très rares de « dépolarisation totale » (Fresnel) où l'onde émergeante n'est plus polarisée du tout.

II. — La *teinte de polarisation* au contraire peut donner, dans beaucoup de cas, des renseignements intéressants. Cette teinte étant d'origine interférentielle, devra varier avec la différence de marche et de phases des deux vibrations qui se superposent pour la produire. Examinons les conditions de formation de cette teinte.

1^o *Anisotropie et biréfringence*. — Je refais sommairement le calcul classique et bien connu de la teinte de polarisation d'une lame cristalline, dont plusieurs points ne nous seront d'ailleurs pas inutiles dans des chapitres suivants.

Soit ON' la direction de la vibration incidente, et $N'N$ une lame biréfringente à faces parallèles, d'épaisseur e .

Le rayon ON' pénétrant dans cette lame se décompose en deux rayons $N'A$ et $N'B$ polarisés rectangulairement.

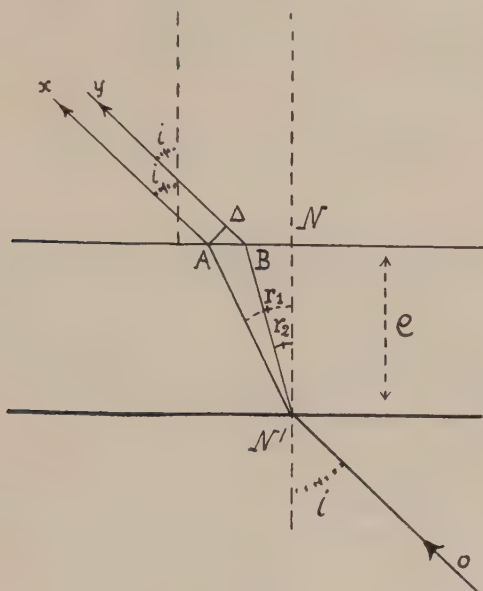


Fig. 39

A la sortie de la lame (si celle-ci est d'épaisseur faible, ce qui est le cas qui nous intéresse) les deux vibrations vont se trouver superposées; soit Ax et By la direction des rayons émergents.

Ces deux vibrations, au moment où elles se retrouvent sur le même front d'onde, en $A\Delta$ par exemple, ont accompli un chemin différent :

1° la vibration $N'Ax$ a traversé une épaisseur $N'A$ dans la lame avec une vitesse V_1 . Par conséquent, si r_1 est l'angle de réfraction du rayon lumineux, le temps de traversée sera :

$$t_1 = \frac{N'A}{V_1} = \frac{t}{V_1} \frac{e}{\cos r_1};$$

2° la vibration $N'By$ a traversé une épaisseur $N'B$ dans la lame, puis une épaisseur $B\Delta$ dans l'air avant de se trouver sur le front d'onde,

avec une vitesse V_2 dans la lame et 1 dans l'air. Donc le temps de traversée, si r_2 est l'angle de réfraction de ce deuxième rayon lumineux, et en supposant commun l'angle i d'émergence, sera :

$$t_2 = \frac{1}{V_2} N'B + B\Delta = \frac{1}{V_2} \frac{e}{\cos r_2} + AB \sin i$$

Or, si on suppose que les plans $AN'N$ et $BN'N$ sont infiniment voisins, on peut écrire :

$$t_2 = \frac{e}{V_2 \cos r_2} + (AN - BN) \sin i.$$

et comme :

$$AN = e \operatorname{tg} r_1$$

$$BN = e \operatorname{tg} r_2$$

on a :

$$t_2 = \frac{e}{V_2 \cos r_2} + e (\operatorname{tg} r_1 - \operatorname{tg} r_2) \sin i.$$

La différence de marche des deux vibrations sera :

$$d = t_2 - t_1 = \frac{e}{V_2 \cos r_2} + e (\operatorname{tg} r_1 - \operatorname{tg} r_2) - \frac{e}{V_1 \cos r_1}$$

ou :

$$d = e \left(\frac{1}{V_2 \cos r_2} - \frac{1}{V_1 \cos r_1} + (\operatorname{tg} r_1 - \operatorname{tg} r_2) \sin i \right)$$

$\frac{1}{V_1}$ et $\frac{1}{V_2}$ représentent les indices de réfraction des deux directions principales de la lame, soit $N'g$ et $N'p$. On peut donc écrire :

$$d = e \left(\frac{N'g}{\cos r_2} - \frac{N'p}{\cos r_1} + (\operatorname{tg} r_1 - \operatorname{tg} r_2) \sin i \right)$$

et la différence de phases

$$\delta = \frac{2\pi}{\lambda} d \quad (\lambda = \text{longueur d'onde de la lumière})$$

sera :

$$\delta = 2\pi \frac{e}{\lambda} \left(\frac{N'g}{\cos r_2} - \frac{N'p}{\cos r_1} + (\operatorname{tg} r_1 - \operatorname{tg} r_2) \sin i \right)$$

δ est donc fonction de deux groupes de facteurs : l'un dépendant de

la lumière incidente (λ, i), l'autre des propriétés du corps traversé ($N'g, N'p, e, r$).

En particulier, en lumière incidente parallèle, normale à une section principale d'une lame uniaxe, on aura :

$$i = r_1 = r_2 = 0$$

donc :

$$d = e (N'g - N'p)$$

et :

$$\delta = \frac{2\pi}{\lambda} e (N'g - N'p) = \frac{2\pi}{\lambda} e x.$$

Or la différence $N'g - N'p = x$ est par définition la biréfringence de la lame ; la différence de phases, donc la teinte, variera par conséquent, si les conditions d'éclairement restent constantes (1) comme le produit $e x$ de l'épaisseur de la lame par sa biréfringence. Si la lame est suffisamment homogène pour qu'on puisse supposer les variations de la biréfringence absolue négligeables dans ses diverses régions, la teinte devra donc varier avec l'épaisseur *et ne variera qu'avec elle*. Si l'on coupe en biseau un corps biréfringent, il devra présenter (entre nicols croisés et en lumière parallèle, et pour toute section qui n'est pas cyclique) dans la région du biseau une série de teintes variant entre une teinte maxima et une teinte nulle (obscurité complète) et passant par la succession de couleurs bien connue de l'échelle de *Newton*.

Le point essentiel est que les formules ci-dessus nous montrent, dans des conditions constantes de lumière incidente (comme λ et comme direction), la teinte ne dépendant que de facteurs inhérents au corps anisotrope lui-même, et absolument indépendante de tout facteur externe comme par exemple l'indice de réfraction du milieu extérieur. Un corps biréfringent, en particulier, transporté dans une série de milieux d'indices de réfraction différents (sans action chimique ou physique sur lui, bien entendu) ne subira de ce fait aucune modification de teinte.

2^o *Isotropie et dépolarisation*. — Les effets de dépolarisation tenant dans beaucoup de cas à la rencontre de surfaces de discontinuité par l'onde lumineuse, il pourra se rencontrer des circonstances où la différence de marche, donc la teinte, se présentera comme indépendante de l'épaisseur du corps considéré : ce phénomène se présentera

1. En particulier si $\lambda = Cte$, on a en effet dans ce cas $\delta = KeX = Kd$; la différence de phases est proportionnelle à la différence de marche, on peut pratiquement remplacer la variation de l'une par la variation de l'autre.

toutes les fois que le corps sera suffisamment « homogène » au point de vue des surfaces qu'il renferme, c'est-à-dire toutes les fois que celles-ci ne varieront pas sensiblement d'inclinaison et de nombre avec l'épaisseur. La variation d'étendue de surfaces conservant leurs orientations primitives dans l'espace paraît ne devoir influencer que l'intensité du flux lumineux dépolarisé, et non sa teinte; on conçoit que dans bien des circonstances les variations angulaires des surfaces puissent être nulles, alors que leurs variations d'étendue ne le sont pas. Cette condition d'invariabilité de la teinte avec l'épaisseur n'est évidemment qu'une première approximation : observée sur un corps en biseau, elle peut aussi bien faire admettre une dépolarisation sur des surfaces internes d'azimuts constants, qu'une biréfringence vraie ayant une variation continue dans le sens de l'élongation du biseau.

Une autre condition beaucoup plus importante, peut être donnée par l'étude des indices de réfraction en présence. Dans tous les cas de dépolarisation — actions Brewstériennes, actions de réseaux, actions de mélanges de corps isotropes — « l'effet biréfringent » est le résultat des discontinuités d'indices qu'offrent les systèmes en présence. Et il est bien évident que si l'on arrive à annuler ces discontinuités d'indices — ou tout au moins à les faire varier — on devra obtenir une annulation ou une variation de sens déterminé de l'effet de dépolarisation.

Je ne donnerai de démonstration de ce phénomène qui est presque évident que pour le cas le plus élémentaire, l'effet Brewstérien. On sait que dans un phénomène de réfraction, d'après la loi de Brewster, on a :

$$\operatorname{tg} A' = \frac{\operatorname{tg} A}{\cos (i - r)}$$

A étant l'angle du plan de polarisation de la vibration incidente avec le plan d'incidence, A' celui de la vibration émergente avec le plan d'incidence, i et r les angles d'incidence et de réfraction du rayon lumineux.

Il est facile d'introduire dans cette équation l'expression des indices en présence, puisque :

$$\sin i = \frac{n}{n'} \sin r.$$

On voit immédiatement que, si l'on peut faire varier le rapport $\frac{n}{n'}$ et en particulier le faire tendre vers 1, r tendra vers i et A' vers A. Si le système est disposé entre nicols croisés, l'amplitude de la composante de la vibration A' dans le plan principal de l'analyseur

devra donc diminuer, et avec elle l'intensité de l'éclairement du champ de l'appareil optique ; Cette diminution pouvant aller jusqu'à zéro pour $n = n'$.

En effet, le calcul complet par substitution donnerait :

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{tg } A' = \frac{\text{tg } A}{\cos (i - R)} \\ \sin i = \frac{n}{n'} \sin R \end{array} \right. \quad \begin{array}{l} \text{(I)} \\ \text{(II)} \end{array}$$

En développant :

$$\text{tg } A' = \frac{\text{tg } A}{\cos i \cos R + \sin i \sin R}$$

Or, on a :

$$\cos i = \sqrt{1 - \sin^2 i}$$

et d'après (II) :

$$\cos i = \sqrt{1 - \left(\frac{n}{n'}\right)^2 \sin^2 R}$$

En substituant dans (I), on obtient :

$$\text{tg } A' = \frac{\text{tg } A}{\cos R \sqrt{1 - \left(\frac{n}{n'}\right)^2 \sin^2 R} + \frac{n}{n'} \sin^2 R}$$

quand $\frac{n}{n'}$ tend vers 1 :

$$\text{tg } A' \rightarrow \frac{\text{tg } A}{\cos R \sqrt{1 - \sin^2 R} + \sin^2 R}$$

or,

$$1 - \sin^2 R = \cos^2 R$$

d'où le dénominateur devient :

$$\cos^2 R + \sin^2 R = 1$$

donc :

$$\text{tg } A' \rightarrow \text{tg } A.$$

Cette condition, *variation de l'éclairement pour une variation de rapport des indices de réfraction en présence, est extrêmement importante*, et c'est à l'heure actuelle le meilleur discriminant que nous puissions posséder des origines des « effets biréfringents ».

Reste le point qui peut être le plus délicat, et qui est l'obtention

expérimentale de la variation des indices en présence ; ce résultat n'est en effet pas toujours possible.

Lorsqu'il s'agit de corps solides ayant des surfaces multiples en contact avec un fluide commun comme c'est le cas dans l'expérience de Braun (tas de brins de coton de verre disposés parallèlement), il est évident qu'il suffit, sans plus de précautions, de remplacer ce fluide par un liquide inerte ayant l'indice des hétérogénéités, ou mieux, de leur faire traverser une série de liquides neutres d'indices croissants, et de constater que le minimum de l'éclairement coïncide avec l'égalité d'indice des hétérogénéités et du médium. Il est également évident que ce procédé n'aurait aucun sens si les liquides en question n'arrivaient pas au contact même des surfaces perturbatrices. De sorte que cette condition de diagnose possède encore une ambiguïté, mais de sens inverse de la précédente : toutes les fois qu'un système répondra à la loi de variation des indices, on pourra le considérer comme certainement formé de parties isotropes ; toutes les fois qu'il ne variera pas suivant ces conditions, il sera possible qu'il soit anisotrope, mais on ne devra le considérer effectivement comme tel que si l'on démontre la pénétration rigoureuse du système par le liquide. Ces considérations ont l'air évidentes *a priori*, mais les expériences rapportées par von Ebner (1882) sur l'éclairement des grains d'amidon semblent nécessiter qu'on y insiste.

Transportée dans le cas des tissus animaux : muscles, cils vibratiles, flagelles, etc., la réalisation de la condition des indices offre des problèmes d'un autre ordre. Il n'est pas difficile, pour ces éléments et pour beaucoup d'autres voisins, de trouver des liquides capables de pénétrer au contact de leurs hétérogénéités internes : les essences dites « éclaircissantes » dont on se sert usuellement en histologie semblent tout indiquées pour cet usage. Mais leur emploi nécessite deux remarques :

1^o L'opération n'est pas aussi simple que dans le cas des fils de verre de Braun, où la variation du rapport $\frac{n}{n'}$ est uniquement produite par la variation d'un des indices, l'autre étant constant. Ici, dans notre cas particulier, nous allons obtenir *une variation corrélative des deux indices n et n'* . Je n'insiste pas sur ce fait, que j'ai traité longuement dans la II^e partie des rapports entre les indices de réfraction et l'hyper-tonie des milieux ; je rappelle seulement que l'indice n_1 d'un corps dans un liquide n_1' qui ne lui est pas isotonique (1) n'est pas nécessai-

1. L'emploi des liquides isotoniques ne donnerait aucun résultat puisqu'ils ne pénètrent pas et n'agissent nécessairement que sur les surfaces externes.

rement égal à l'indice n_0 qu'il aurait eu dans un liquide d'indice n_0' du fait que $n = f(n')$.

Or, l'essentiel dans notre démonstration de la dépolarisation, est que le système des deux objets en présence *passé par une valeur commune* où $n = n'$; peu importe que nous y arrivions par une variation simple ou complexe, pourvu que nous sachions mettre en évidence le sens de ces variations et le moment précis de l'égalité. *A condition, bien entendu, que ces variations ne s'accompagnent pas d'une action destructive de telle ou telle substance du complexe*, point que nous examinerons plus loin.

La remarque sur laquelle j'insiste, est que l'indice de l'objet *n'est pas ici une constante caractéristique et indépendante, mais une variable*, et que pour être correct on doit énoncer en parlant de lui « l'indice n du corps en question au moment où celui-ci est dans le liquide d'indice n' ». Pour éviter ces longueurs d'expression, et pour la commodité du langage, nous conviendrons d'appeler « indice d'extinction » la valeur commune d'indices pour laquelle s'établit l'égalité $\frac{n}{n'} = 1$ (valeur pour

laquelle, dans un phénomène de dépolarisation, devrait se produire l'extinction de l'éclairement). Cette expression d'« indice d'extinction » évite toute ambiguïté et ne permet pas de confondre l'indice que possède l'objet au moment de l'égalité avec celui qu'il posséderait dans son milieu isotonique normal.

2° *Neutralité des liquides*. — Pour que cette opération ait un sens, il faut que le liquide pénétrant n'agisse pas comme destructeur d'une substance biréfringente quelconque ; le contrôle peut s'effectuer de deux manières :

a) En observant la réversibilité du phénomène. En effet, ce phénomène de disparition graduelle de l'éclairement, à mesure que les indices se rapprochent d'une valeur commune, doit nécessairement s'inverser si les indices s'écartent. Il est facile de faire varier la préparation dans une série d'indices offrant une certaine marge des deux côtés de « l'indice d'extinction » : en parcourant cette série depuis un indice n_0 jusqu'à un indice n_x l'éclairement devra d'abord diminuer, s'annuler à l'égalité, puis reparaitre et croître jusqu'à une valeur fixée par les limites n_x de la série ; en second lieu, en faisant accomplir à la préparation le chemin inverse, de n_x jusqu'à n_0 on devra observer un phénomène correspondant. Cette « réversibilité » est évidemment la meilleure garantie de la neutralité des liquides : si une substance quelconque se trouvait dissoute, aucune réversibilité n'existerait ; et même si, dissoute, elle se trouvait précipitée par un des liquides de la série, il

serait bien étrange que la phase principale de ce phénomène fût si exactement réversible et coïncidât toujours avec le moment de l'égalité d'indices.

b) On peut encore contrôler la neutralité des liquides en essayant plusieurs séries correspondantes de liquides différents, et en vérifiant pour chaque série la constance de phénomène et sa réversibilité

Technique

La technique de cette opération est absolument la même que celle que nous avons décrite dans la II^e partie sous le nom de méthode d'immersion ; en particulier les procédés Schröder et Becke s'appliquent sans aucune modification. Nous n'insisterons donc pas sur ces points, l'opération devant se conduire absolument comme une mesure d'indices de réfraction.

Quelques indications supplémentaires sont nécessaires cependant pour certains détails, en particulier pour la constitution des séries de liquides.

Je donnerai tout d'abord les indices de divers liquides pouvant entrer dans la constitution des séries. Plusieurs de ces liquides sont du reste des produits usuels, et leurs indices moyens se trouvent dans toutes les tables de constantes (Landolt, Behrens, Dufet, etc.). Je crois absolument inutile de donner plus que les deux premières décimales de ces valeurs, l'expérience montrant que les extinctions sont déjà souvent sensiblement complètes avec des différences d'indices de 2 centièmes. Ces approximations ont d'ailleurs l'avantage de permettre d'opérer en lumière blanche, et sans tenir compte de la température du système.

Le tableau ci-dessous contient également les indices d'un certain nombre de mélanges qui peuvent être assez commodes, et qui ont été calculés d'après la formule de Landolt (voir Livre II) ; on trouvera à la suite du tableau les formules nécessaires à ce calcul.

Indices	Liquides
1,33	Eau distillée.
1,34	Eau de mer (valeur moyenne).
1,36	Alcool éthylique (absolu).
1,37	(Glycérine 1, eau distillée 2).

1,40	Alcool amylique (n'est pas toujours sans inconvénient, finit par attaquer).
1,40	(Glycérine 1, eau distillée 1).
1,41	Alcool allylique.
1,44	Chloroforme.
1,46	Essence de bergamotte.
1,46-47	Glycérine pure.
1,47	Huile d'olives.
1,49	Huile de ricin.
1,50	M-xylol, p-xylol, benzine.
1,51	{ O xylol.
	{ Essence de cèdres (huile à immersion).
1,53	{ Essence de girofles.
	{ Baume du Canada très concentré.
1,54	Créosote.
1,55	Huile d'anis (Behrens).
1,55	(Créosote 11, Bromure de naphthaline 1).
1,56	(Créosote 5, Bromure de naphthaline 1).
1,57	(Créosote 3, Bromure de naphthaline 1).
1,58	Huile de Cassia (Landolt).
1,60	Essence d'amandes amères (Rinne).
1,60	(Créosote 1, Bromure de naphthaline 1).
1,64	Baume de Tolu (très concentré (Behrens) peu utile à cause de sa teinte brune).
1,66	Bromure de naphthaline.

Il est évident que, si l'on monte une même préparation à travers une série de liquides, il est de toute nécessité de choisir de ces corps qui soient miscibles entre eux (1).

Conditions usuelles de dépolariisation

En terminant, je rappellerai sommairement les principales caractéristiques des éléments perturbateurs qui peuvent se trouver dans les structures usuelles : je veux parler des structures zônaires, des structures fibrillaires et des structures segmentées.

1 Calcul des mélanges : La formule de Landolt, appliquée dans la mesure

1° *Structures zonaires*. — Dans un organe zônaire, formé de couches concentriques que la lumière rencontre successivement, et qui sont plus grandes que la longueur d'onde, l'onde lumineuse, au niveau de

de nos approximations et sans tenir compte de la contraction des mélanges, nous permet de résoudre les deux problèmes suivants :

1° Calculer l'indice N d'un mélange dont on connaît les proportions $\Sigma v = V$ et les indices Σn des constituants :

$$N = 1 + \frac{\Sigma[v(n-1)]}{V}.$$

Exemple : soit un mélange d'un volume d'eau ($n_1 = 1,33$) et d'un volume de glycérine ($n_2 = 1,47$) que nous admettrons sans contraction appréciable ; donc $V = v_1 + v_2 = 2$.

$$N = 1 + \frac{1(1,33 - 1) + 1(1,47 - 1)}{2} = 1 + \frac{0,80}{2} = 1,40$$

(valeur expérimentale = 1,397 Behrens).

2 volumes d'eau ($n_1 = 1,33$) et un volume de glycérine ($n_2 = 1,47$) :

$$V = v_1 + v_2 = 3.$$

$$N = 1 + \frac{2(1,33 - 1) + 1(1,47 - 1)}{3} = 1 + \frac{1,13}{3} = 1,37.$$

2° Calculer les proportions $\frac{v_1}{v_2}$ de deux liquides d'indices connus n_1 et n_2 à mélanger pour obtenir un liquide d'indice intermédiaire N (le mélange supposé sans contraction).

On a :

$$\begin{cases} V(N - 1) = v_1(n_1 - 1) + v_2(n_2 - 1) \\ V = v_1 + v_2. \end{cases}$$

Donc :

$$\begin{aligned} v_1[(N - 1) - (n_1 - 1)] &= v_2[(n_2 - 1) - (N - 1)] \\ v_1(N - n_1) &= v_2(n_2 - N) \\ \frac{v_1}{v_2} &= \frac{n_2 - N}{N - n_1}. \end{aligned}$$

Exemple : proportions $\frac{v_1}{v_2}$ d'un mélange de créosote ($n_1 = 1,54$) et de bromure de naphthaline ($n_2 = 1,66$) nécessaires pour obtenir des mélanges d'indices : $N = 1,55$. $N' = 1,56$. $N'' = 1,57$. $N''' = 1,60$.

$$\begin{aligned} \text{Pour } N &= 1,55 & \left\{ \begin{aligned} \frac{v_1}{v_2} &= \frac{1,66 - 1,55}{1,55 - 1,54} = \frac{11}{1} \\ \frac{v'_1}{v'_2} &= \frac{1,66 - 1,56}{1,56 - 1,54} = \frac{5}{1} \end{aligned} \right. \\ N' &= 1,56 & \left\{ \begin{aligned} \frac{v''_1}{v''_2} &= \frac{1,66 - 1,57}{1,57 - 1,54} = \frac{3}{1} \\ \frac{v'''_1}{v'''_2} &= \frac{1,66 - 1,60}{1,60 - 1,54} = \frac{1}{1} \end{aligned} \right. \\ N'' &= 1,57 & \\ N''' &= 1,60 & \end{aligned}$$

chaque surface de séparation de zones, peut donner naissance à une onde directe réfractée et à une onde indirecte réfléchie; l'intensité relative de ces deux ondes est naturellement fonction de l'inclinaison des surfaces rencontrées et des indices de réfraction qui se trouvent sur chacun des côtés de celles-ci. Le groupe d'ondes réfléchies peut ne pas ressortir immédiatement de la zone où il se trouve, et y cheminer de réflexions en réflexions jusqu'à la rencontre d'une incidence qui se prête à ses sorties; un tel phénomène se produisant sur une onde polarisée va avoir sur elle, si les angles d'incidence s'y prêtent, un effet de dépolarisation d'autant plus intense que le nombre des réflexions sera plus grand.

Cet emprisonnement d'une onde dans une zone déterminée se produit tout spécialement, comme on le sait, lorsque l'indice de réfraction de cette zone est supérieur à ceux des deux zones voisines (je rappelle l'expérience classique des veines liquides lumineuses de Colladon, expérience qui a conduit aux fontaines lumineuses). Or, c'est une structure qui paraît se rencontrer dans beaucoup de cas de membranes limitantes, résultant d'indurations superficielles (membranes vitellines), qui sont en contact externe avec un corps à faible indice comme l'eau, et en contact interne avec une substance d'une nature extrêmement voisine de la leur mais plus fluide et moins dense, par conséquent d'indice inférieur aussi.

On sait enfin que pour produire des déviations et des retours d'ondes lumineuses il n'est pas toujours besoin de surfaces de séparation où se produise une variation brusque de l'indice de réfraction; une variation progressive de l'indice — ce qui n'est analytiquement que l'intégration du cas précédent — peut donner lieu au phénomène bien connu des rayons courbes. Une telle variation progressive de l'indice est-elle capable d'agir comme facteur de dépolarisation ainsi que les variations brusques?

La question est encore controversée, cependant Fabry (1906), d'après une étude sur les gaz, semble conclure à la négative.

Que donnerait au point de vue optique un système zônaire à zones plus épaisses que les longueurs d'onde, où se produiraient les phénomènes de réflexion que nous venons d'esquisser?

Si le corps est formé par exemple de cylindres emboîtés concentriques, et s'il reçoit le flux lumineux incident normalement à son axe, on trouve d'après les lois de Brewster-Fresnel que les vibrations émergentes vont tendre à être polarisées dans un plan transversal à l'axe de symétrie du système (les plans d'incidence multiples sont des sections droites du cylindre): tout se passera comme s'il y avait

exagération d'une onde extraordinaire, et le système se comportera comme un *uniaxe positif* (1).

Il est facile de démontrer ce point expérimentalement (2).

2° *Cas des fibrilles*. — Au lieu d'avoir les zones à indices variables réparties en couches parallèles ou concentriques, nous les avons disposées en filaments plus ou moins parallèles; cela revient absolument au même au point de vue de l'effet, tant que les fibrilles sont épaisses par rapport aux longueurs d'ondes. Mais un point intéressant est qu'ici, à mesure que les fibrilles diminuent de diamètre, les phénomènes de diffraction vont de toute évidence prendre le pas sur les phénomènes de réfraction ou de réflexion. Comme effet optique dans ce dernier état de diffraction, on peut conclure des expériences d'Exner que le plan de polarisation tend vers le plan de diffraction, et par conséquent se place transversalement à l'axe de symétrie du système. Les caractéristiques optiques sont les mêmes que dans le cas du cylindre, et le paquet de fibrille va donner les réactions d'un système positif, uniaxe si la répartition moyenne de fibrilles est la même dans les diverses directions.

3° *Structure segmentée*. — En dernier lieu, nous examinerons le cas des structures formées par des segments réguliers mis bout à bout, et aussi petits ou plus petits que les longueurs d'onde : un corps à striation transversale ultramicroscopique. Dans ce dernier phénomène, nous aurons l'effet de réseau classique, et le plan de polarisation va se placer dans le plan d'allongement du système : celui-ci pourra jouer le rôle d'un système négatif.

Remarques sur les conditions d'observation

Les démonstrations et les recherches au moyen des techniques que nous venons d'indiquer sont longues et assez pénibles pour l'expérimentateur. Elles nécessitent, par suite de la taille minime des objets (cils vibratiles, stries musculaires, etc.) l'emploi presque constant d'objectifs à immersion et de fortes sources lumineuses, et l'extrême

1. Uniaxe si la famille de cylindres est de révolution, cas le plus simple

2. Un système où la réfraction agirait d'une manière prédominante sur la réflexion présenterait évidemment le phénomène inverse, les vibrations tendant à se polariser dans le plan de symétrie. Un tel système paraît d'ailleurs plus difficilement réalisable dans les objets microscopiques, à cause de la faible liberté qu'il nécessite dans les variations d'inclinaison des surfaces.

attention qu'il faut porter à la préparation dans la surveillance des variations de teintes ne laisse pas d'être très fatigante pour les yeux de l'observateur.

Il est à ce point de vue curieux de noter que, si les phénomènes de dépolarisation sont longs et délicats à mettre en évidence, on arrive assez facilement, avec un peu d'habitude, à les soupçonner au simple examen : dans bien des circonstances de la pratique courante, l'œil peut sans trop de difficulté acquérir l'éducation nécessaire pour les reconnaître directement ; quoiqu'il soit difficile d'analyser l'impression sur laquelle est basée cette habitude oculaire, il semble bien qu'elle provienne de la sensation d'une disproportion anormale entre l'éclairement produit et les dimensions de l'objet producteur : c'est en somme une traduction empirique de la première indication que nous énoncions plus haut sur les rapports entre les épaisseurs et les teintes ; les mesures nous ont effectivement montré que si l'on évaluait la biréfringence effective de systèmes dépolarisants on obtenait des valeurs relativement considérables.

Résumé

I. — L'éclairement d'un système entre nicols croisés n'implique pas nécessairement une anisotropie provenant d'une molécule cristalline ou d'un champ de forces déformant, un « effet biréfringent » peut parfaitement être produit par un corps isotrope ou formé de parties isotropes.

II. — Pour discerner l'origine de l'éclairement, deux sortes d'observations peuvent être faites :

1° Rechercher les variations corrélatives de la teinte de polarisation et de l'épaisseur. Ce procédé n'est qu'approximatif, et n'a pas une rigueur absolue.

2° Rechercher les variations de l'éclairement du système lorsque varie le rapport des indices de réfraction en présence, et en particulier observer si l'éclairement offre un minimum lorsque ce rapport est égal à l'unité. Ce procédé n'est rigoureux que : (a) si le liquide pénètre complètement à l'intérieur du corps étudié, (b) si les variations d'éclairement sont réversibles.

III. — La technique de ces variations d'indices correspond avec quelques modifications de détail à la méthode d'immersion pour la mesure des indices, exposée dans la deuxième Partie.

CHAPITRE III

Etude des organes contractiles au point de vue de la dépolarisation

Les phénomènes de dépolarisation prennent une importance assez considérable par le fait des liaisons qu'on a voulu établir entre l'anisotropie et la contractilité des organes de mouvement. Comme on l'a vu plus haut l'anisotropie de ces organes est loin d'être évidente, et, ainsi qu'on peut s'en rendre compte par notre aperçu rapide des théories de la dépolarisation, pareille démonstration ne peut pas reposer uniquement sur le simple éclaircissement d'un corps entre nicols croisés : cette condition est bien nécessaire mais elle n'est pas suffisante.

Nous sommes donc amenés à reprendre l'étude de l'éclaircissement des organes de mouvement, et à l'examiner à un nouveau point de vue, de façon à en éliminer les erreurs systématiques.

Il n'est pas inutile à ce propos d'insister sur certains détails de technique, et en particulier sur ceux qui se rapportent à l'étude des faibles biréfringences (et faibles éclaircissements par dépolarisation).

Technique

1° *Quartz teinte sensible.* — La méthode ordinaire qui consiste à étudier la biréfringence d'un corps par son simple éclaircissement sur champ obscur, entre nicols croisés, est suffisante pour les objets usuels à biréfringence relativement forte, mais se montre nettement insuffisante dès qu'il s'agit d'examiner un corps à très faible éclaircissement. Dans ce cas, la différence de marche des ondes lumineuses, voisine de zéro, n'est pas assez grande pour faire dépasser à la teinte du corps la région du gris de fer de l'échelle de Newton ; l'observateur se trouve donc obligé de distinguer un corps gris très foncé sur un fond noir (ou même gris

également), ce qui représente les plus mauvaises conditions au point de vue de la précision pour une diagnose délicate. Ce travail est en même temps très fatigant pour l'observateur.

Comme on l'a reconnu depuis longtemps la sensibilité peut être beaucoup augmentée par l'usage du quartz teinte sensible. Cela revient à ajouter une nouvelle différence de marche connue, constante et égale pour tous les points du champ du microscope, aux différences de marche déjà existantes; la différence de teintes à observer peut ainsi être reportée dans une autre région de l'échelle des teintes d'interférence.

Je rappelle qu'on emploie le plus souvent à cet usage une lame de quartz parallèle à l'axe donnant entre nicols croisés, quand son axe est à 45° des fils du réticule, le violet pourpre n° 1 du 2^e ordre; cette teinte de fond est en effet une de celles sur lesquelles les variations de teintes d'un objet sont le plus sensibles (d'où le nom quartz teinte sensible) : une même différence de marche qui, sans quartz, mettrait l'objet dans la région du *gris de fer*, peut, après interposition de ce quartz, le transporter dans la région du bleu indigo ou du rouge orangé; or l'œil est infiniment plus sensible à la perception d'un objet bleu ou orange sur fond violet qu'à celle d'un objet gris sur fond noir. On arrive de la sorte, avec un peu d'entraînement, à observer des réactions au quartz d'objets qui paraissent n'en donner aucune lorsqu'ils sont simplement entre nicols croisés; ce procédé permet donc de pousser beaucoup plus loin les diagnoses et les analyses.

La technique usuelle consiste à regarder une première fois l'objet avec le quart d'axe parallèle à celui-ci. par exemple, puis une seconde fois avec le quartz retourné, devenu perpendiculaire à sa position primitive. On observe ainsi deux modifications inverses de la teinte de l'objet, ce qui peut augmenter la sensibilité, et permet en tout cas un contrôle de la réaction : si l'objet ne donne de modification de teintes que pour une seule position du quartz, ou en donne deux de même sens, il est bien évident que l'éclairement observé n'a rien de commun avec les vibrations elliptiques qui doivent être étudiées.

2^o *Biréfringence des lamelles*. — Une cause d'erreur assez fâcheuse dans l'emploi de cette méthode tient à ce que les lamelles couvre-objet, soit par vice de fabrication, soit par une déformation permanente due au lutage de la préparation, présentent quelquefois des traces de biréfringence. La conséquence en est que la teinte de fond obtenue avec un quartz ne sera plus la même dans les deux positions du quartz par rapport à l'objet, ce qui peut parfois apporter un trouble dans la comparaison : on n'a plus en effet dans ce cas à comparer les différences entre

un corps bleu et un corps rouge sur un fond violet, mais, par exemple, celles entre un corps pourpre sur fond indigo et un corps violet sur fond rouge, ce qui est beaucoup plus complexe dans le cas d'objets petits et délicats.

L'emploi de luts élastiques, dont nous parlerons plus loin, permet quelquefois d'atténuer cet inconvénient, mais ne suffit pas toujours à l'enrayer complètement.

3^o *Compensateur*. — Une autre méthode que nous avons essayée avec succès dans les cas délicats de faibles éclaircissements, permet de tourner complètement les difficultés pouvant provenir de la biréfringence des lamelles. Elle est basée sur l'emploi du quartz compensateur en biseau (lamelle dont le plan de symétrie est parallèle à l'axe optique)

Le procédé consiste à amener l'objet dans la région violet n° 1 du compensateur, puis on fait subir à celui-ci un léger mouvement de va-et-vient produisant une oscillation de l'objet entre deux teintes très voisines, l'une en deça, l'autre au delà de la teinte sensible. Si la vibration elliptique de l'objet est de même sens que celle du quartz, les différences de marche de ces deux corps vont s'ajouter, et l'objet va paraître d'une teinte *très légèrement* supérieure à celle du quartz; cette augmentation de sa teinte le rendra par exemple violet quand il sera dans le rouge du compensateur, et bleu quand il sera dans l'indigo; c'est-à-dire que dans le premier cas il semblera *plus foncé* que le fond, et dans le deuxième *plus clair*. En passant donc de la position I à la position II, on verra l'objet, de foncé par rapport au fond, devenir clair par rapport à celui-ci, et inversement dans le mouvement contraire. Cette « *différence variable* » des teintes est parfois plus nette que la « *différence invariable* » du quartz teinte sensible ordinaire. Il n'y a plus à s'occuper ici de la teinte propre et absolue du fond : on examine directement la différentielle, ce qui permet de négliger la constante due à la biréfringence de la lamelle (1).

4^o *Biquartz*. — Au lieu d'employer la région violet de 2^e ordre du compensateur, il peut paraître utile dans certaines circonstances (par exemple pour des objets qui ne sont pas incolores) de se servir des régions blanches au voisinage du noir absolu. Les bords des biseaux usuels n'étant jamais assez minces pour arriver jusqu'au noir, j'ai employé la méthode de Wright qui consiste à croiser le compensateur avec un quartz parallèle; on obtient de la sorte dans la région des teintes où la compensation de

1. Bien entendu le phénomène serait inverse (l'objet plus clair en deça du violet, plus foncé au-delà) si le quartz au lieu d'être parallèle à l'objet, lui était croisé. Il y a évidemment avantage à faire deux observations successives avec le compensateur dans ces deux positions par rapport à l'objet.

ce dernier quartz est parfaite, c'est-à-dire où l'épaisseur des deux quartz est la même, le noir absolu bordé des teintes grises-blanches connues. Ces deux zones blanches de teintes identiques ont des axes optiques rectangulaires ; en effet, les deux quartz étant croisés, leurs biréfringences se retranchent l'une de l'autre : d'un côté de la bande noire, la teinte blanche est obtenue en soustrayant du quartz le compensateur plus épais que lui, de l'autre côté en soustrayant du même quartz le compensateur moins épais que lui. La différence est donc du premier côté négative, du second positive ; dans le premier, l'axe résultant du système est celui du compensateur, dans le second, celui du quartz. — Le gros avantage de ces propriétés opposées des deux zones blanches est qu'en transportant l'objet biréfringent de l'une à l'autre, on obtient deux images complémentaires, l'une blanche avec les détails isotropes noirs par exemple, et l'autre noire avec les mêmes détails en blanc : somme toute, en employant les termes de la photographie, une image « positive » et une image « négative ».

A part la disposition spéciale des quartz que nous venons de signaler, l'emploi de ce procédé des zones blanches est absolument le même que celui du violet signalé antérieurement (1) (2).

5° *Montage des préparations*. — L'existence de traces d'une biréfringence des lamelles par vice de fabrication exige, bien entendu, un essai et un triage de chaque verre avant l'usage ; cette biréfringence initiale est d'ailleurs rare. Il n'en est pas de même de la biréfringence accidentelle causée par le lutage.

Nous avons indiqué plus haut une méthode optique (compensateur) permettant de faire des observations malgré cette biréfringence des lamelles. Il est cependant parfois nécessaire d'employer d'autres procédés pour lesquels cette propriété des verres pourrait être gênante. On peut évidemment s'en préserver en ne lutant pas du tout la préparation. Cela offre de gros inconvénients ; quelques-uns des liquides à

1. Ces divers procédés d'investigation que nous venons de signaler paraissent se ranger dans l'ordre suivant au point de vue de leur sensibilité :

1° examen entre nicols croisés ;

2° quartz teinte sensible ;

3° compensateur ;

4° biquartz

Il pourrait y avoir intérêt, dans une observation quelconque, à les employer successivement de façon à obtenir une sorte d'évaluation grossière de l'intensité de la réaction.

2. Le compensateur gradué dont nous donnons la description plus loin peut bien entendu s'employer dans les mêmes cas que le compensateur ordinaire ou le biquartz.

employer sont volatiles, et le sont suffisamment pour que la préparation s'assèche pendant l'examen.

En outre dans beaucoup de circonstances, quand la viscosité du liquide sous la lamelle est inférieure à celle de l'huile à immersion employée, l'objectif à immersion empêche la lamelle de suivre les mouvements de la préparation lorsqu'on bouge celle-ci. D'où difficulté de prendre des repères efficaces (1). On peut employer par contre des luts élastiques, qui sont déformés par la lamelle au lieu de la déformer eux-mêmes, et qui permettent à celle-ci de reprendre sa position d'équilibre tout en isolant le liquide qui baigne la préparation. Un pareil lut doit d'un part être assez visqueux pour empêcher la lamelle couvre-objet de se déplacer par rapport à la lame sous l'action de l'objectif à immersion, et d'autre part avoir un coefficient de rigidité assez faible pour ne pas résister aux déformations de la lamelle.

Je me suis assez bien trouvé, en guise de lut de ce genre, d'un mélange à chaud de gutta-percha (des bâtons de gutta employés pour l'isolement des fils électriques dans les installations usuelles) avec de la paraffine à 35° et de la glycérine en proportions suffisantes pour donner un liquide visqueux vers 35°. Ce lut, appliqué à chaud à l'état liquide se refroidit en pâte molle et reste dans cet état pendant plusieurs jours. L'inconvénient de ce lut est d'être légèrement soluble dans quelques-uns des liquides de nos séries, ce qui fait qu'au bout de quelques jours les préparations prennent une teinte brune qui peut parfois les rendre inutilisables. En outre, il durcit au bout de quelques jours et la biréfringence des lamelles peut apparaître tout de même. Il est évident d'ailleurs que toutes les préparations lutées ou non doivent être employées fraîches peu de temps après leur fabrication. Beaucoup de liquides s'altèrent au bout de quelques semaines, parfois moins, au contact de l'air (créosote) ou de l'objet, celui-ci brunit ou jaunit et les phénomènes de dispersion qui en résultent finissent par empêcher les observations.

6° *Séries.* — Les préparations des expériences suivantes ont été constituées selon trois méthodes qui se complètent :

1° Séries de préparation montées chacune dans un liquide différent et comparées entre elles ;

2° Une même préparation passée successivement à travers les liquides de la série — dans l'un et l'autre sens — et examinée dans ses

1. Dans le cas où le liquide sous lamelle est peu volatile, on peut tourner la difficulté en ne lutant qu'un seul angle de la lamelle. C'est suffisant pour l'immobiliser, sans y amener de déformations appréciables.

divers états. Dans ce cas un ou plusieurs points de la préparation étaient rigoureusement répérés et suivis pendant toute l'opération ;

3^o Une méthode mixte entre les deux : la série totale des liquides est fractionnée en plusieurs groupes (1) se complétant les uns avec les autres et chacune de ces séries élémentaires est parcourue par un objet.

La deuxième méthode est évidemment la plus rigoureuse et nous ne nous sommes guère servis des deux autres qu'à titre de contrôle ou d'aperçus préliminaires pour déterminer la zone de l'indice d'extinction.

Etude des organes contractiles

L'importance et l'intérêt de la théorie d'Engelmann nous ont poussé à sortir du domaine strict des fibres musculaires, et à examiner, au point de vue des réactions en lumière polarisée, divers autres organes contractiles : cils vibratiles, flagelles, etc.

Nous avons étudié les éléments suivants :

- 1^o Cils vibratiles épithéliaux (cils de branchies de Moule) ;
- 2^o Palettes natatoires des Cténophores ;
- 3^o Flagelles de Spermatozoïdes ;
- 4^o Muscles lisses ;
- 5^o Muscles striés ;
- 6^o Organes contractiles de Protozoaires.

Cils vibratiles

Matériel. — Cils de branchies de Moule (extrémité et bords des filaments branchiaux).

1^o *Variation de la teinte avec l'épaisseur.* — L'observation est très difficile à effectuer. On doit d'abord attendre le ralentissement ou l'immobilisation des cils, par la mort ou l'anesthésie, puis chercher dans

1. Par exemple groupe A de $n = 1,34$ à $n = 1,50$.
groupe B de $n = 1,47$ à $n = 1,57$.
groupe C de $n = 1,55$ à $n = 1,60$, etc.

la préparation des cils dont l'axe longitudinal horizontal soit rectiligne sur une grande longueur, de façon à éliminer l'influence des courbures gauches. Il ne faut évidemment pas songer à mesurer verticalement



Fig. 25. — Bord de filament branchial de moule en lumière polarisée, montrant les cils vibratiles.

+ Nicols.

dans le sens de l'axe optique du microscope, même par les procédés interférentiels les plus précis, la variation d'épaisseur du cil en deux de ses points ; mais étant donné que le cil est sensiblement *conoïdal* (ainsi qu'on peut s'en assurer en cherchant de ces éléments qui soient verticaux dans la préparation), on peut admettre que tous les diamètres transversaux ont une variation de même sens et de même ordre de grandeur : en notant donc une variation importante du diamètre transversal *horizontal* du cône, on peut être presque certain d'enregistrer une variation de même importance du diamètre tranverse *vertical*. Si l'on examine alors, bien entendu au quartz teinte sensible, la portion rectiligne du cil dont nous avons parlé plus haut, on constate que la *teinte est invariable sur toute la longueur de cette portion rectiligne*, quoique le diamètre transversal y varie souvent du simple au double. Malgré sa délicatesse d'exécution, il nous a été donné de pouvoir faire plusieurs fois cette observation avec une grande netteté : *la teinte de polarisation du cil ne paraît pas varier avec l'épaisseur*. De ce fait, on peut conclure dans les limites de réserve que nous impose l'approximation du procédé, comme nous le disions plus haut, soit que le cil a une « biréfringence vraie » croissant à mesure qu'on se rapproche de sa pointe, soit qu'il est dépolarisant. Mais la première hypothèse, quoique très. invraisemblable, est néanmoins possible, et l'observation de ces

phénomènes par cette méthode est insuffisante pour la démontrer ou la réfuter.

2^o *Variation de l'éclairement avec l'indice de réfraction du milieu extérieur.* — En montant des cils dans la série de liquides à indices croissants indiqués plus haut, on constate qu'à partir de $n_L = 1,40$ environ cet éclairement baisse sensiblement ; la réaction devient extrêmement faible, au point que les procédés de compensation les plus délicats la mettent à peine en évidence, dans une zone d'indices comprise entre $n_L = 1,47$ et $1,54$ environ ; et elle s'annule complètement au milieu de cette zone, au voisinage de $n_L = 1,51$: On n'obtient même plus de réaction au biquartz. L'indice de réfraction n_0 du cil mesuré au procédé Schröder est à ce moment sensiblement égal à celui du liquide ($1,51 \leq n_0 < 1,52$).

Au delà de cette zone, vers $1,60$ à $1,66$, l'éclairement du cil reparaît.

En promenant une même préparation à travers une série de liquides, on peut constater la réversibilité du phénomène : un cil éclairé vers $n_L = 1,34$, s'éteint en arrivant à $n_L = 1,51$, s'éclaire de nouveau au delà ; puis, si on lui fait parcourir la même série en sens inverse, s'éteint de nouveau en passant par $n_L = 1,51$ et enfin s'éclaire encore en arrivant dans des indices plus faibles.

Les tableaux suivants rendent compte de la marche d'une expérience (1).

1. Nous avons essayé en vain de faire des mesures photométriques au microscope sur cet éclairement ; dans l'impossibilité de donner des valeurs numériques, nous avons dû nous contenter d'exprimer le sens de la variation par des qualificatifs « très net, net, faible, très faible ». Bien entendu ces qualificatifs n'ont de sens que dans l'intérieur de la série même où on les applique et les qualificatifs de deux séries indépendantes ne doivent pas du tout être comparés entre eux.

Cils de branchie de Moule
Comparaison de diverses préparations.

Indice n_L du liquide	Liquide d'immersion	Estimation de l'éclairement de l'objet	Comparaison des indices du liquide n_L et de l'objet n_0
1,34	Eau de mer	Très net	
1,36	Alcool absolu	»	
1,37	Eau + glycérine	Un peu plus faible mais net	
1,40	Alcool amylique	»	
	Eau + glycérine	»	
1,44	Chloroforme	Faible mais net	
	Alcool amylique + glycérine	»	
1,47	Glycérine	Extrêmement faible	
1,49	Huile de ricin	»	
1,51	Essence de cèdres	Nul	$n_0 \geq n_L$
1,53	Essence de girofles	»	
1,54	Créosote	»	
1,60	Créosote + bromure naphtaline	Faible mais net	
1,66	Bromure naphtaline	Net	

Cils de branchie de Moule
Préparation réversible observée à travers une série de liquides.

Indice n_L du liquide d'immersion	Liquide d'immersion	Estimation de l'éclairement de l'objet	Comparaison des indices du liquide et de l'objet
1,36	Alcool	Très net	$n_0 > n_L$
1,51	Essence de cèdres	Nul	$n_0 = n_L$
1,66	Bromure naphtaline	Net	$n_0 < n_L$
1,51	Essence de cèdres	Nul	$n_0 = n_L$
1,36	Alcool	Très net	$n_0 > n_L$

La variation réversible de l'éclairement, exprimée par ce dernier tableau est parfaitement typique, et ne laisse aucun doute sur la nature du phénomène : il ne peut pas être question d'anisotropie optique dans le cil vibratile (Vlès 1908), et l'éclairement y est uniquement produit par des éléments isotropes puisque le minimum de cet éclairement est sen-

siblement zéro : s'il y avait superposition d'effets biréfringents provenant de substances anisotropes et isotropes mélangées, ce minimum ne serait pas zéro.

Il n'est peut-être pas trop imprudent de tirer de ces observations une conclusion relativement à la structure interne du cil : celui-ci se comporte comme un uniaxe (?) positif (1), et nous avons vu plus haut qu'il



Fig. 41. — Schéma d'un fragment de *Beroë* montrant les palettes et les fibres musculaires entre nicols croisés. $\times 60$ environ. + nicols.

y a deux cas principaux dans lequel un système dépolarisant peut produire un effet analogue, c'est le système zônaire ou le système fibrillaire. Je rappellerai à ce propos qu'Engelmann admettait — mais peut-être plutôt pour des raisons théoriques que d'après des observations bien précises ? — la structure fibrillaire du cil.

3° *Variations de l'éclairement du cil sous diverses influences.* — Etant donné l'importance de ces réactions optiques des cils, je ne crois pas inutile d'indiquer en outre quelques-unes de leurs variations sous diverses actions (il serait facile de les comparer avec celles des

1. La mise en évidence des caractères d'uniaxe sur le cil est assez délicate et problématique malgré toute l'autorité d'Engelmann.

muscles dans les mêmes conditions, sujet traité dans un prochain chapitre).

La dessiccation de quelques minutes à l'air libre altère l'éclairement du cil et le fait disparaître, ce qui peut s'expliquer par les altérations que subissent les surfaces internes du fait de la dessiccation. Dans les mêmes conditions, la teinte de polarisation du muscle ne se modifie pas, même par la dessiccation dans le vide.

La variation de l'éclairement du cil avec la température paraît irrégulière, et doit dépendre de l'accélération plus ou moins grande de la dessiccation qui en résulte; la variation de teinte du muscle avec la température est au contraire régulière et très caractéristique.

Palettes natatoires des Cténophores (Mackinnon et Vlès 1908)

Comme éléments extrêmement voisins des cils dont ils ne constituent qu'un cas aberrant, les palettes natatoires des Cténophores sont particulièrement intéressantes. Elles ont un éclairement remarquablement intense à l'état frais et leur teinte peut dépasser le blanc pur de premier ordre (ou le bleu-vert de II^e ordre avec le quartz sensible violet II^e ordre). Cependant, l'expérience d'immersion montre une variation très nette de l'éclairement, qui s'annule pour un indice d'extinction voisin de $n_L = 1,54$.

Par conséquent, pas plus pour les palettes natatoires que pour les cils vrais, on n'est en droit de parler d'anisotropie et de biréfringence vraie. Les palettes sont également positives, et l'on peut en tirer les mêmes inductions que pour les cils.

Palettes natatoires, *Pleurobrachia pileus* Chun.

1^o Comparaison de préparations différentes.

Indice du liquide d'immersion	Liquide d'immersion	Estimation de l'éclairement de l'objet	Comparaison des indices du liquide et de l'objet
1,34	Eau de mer	Très net	1,53 < n_0 ≤ 1,54
1,36	Alcool éthylique	Net mais plus faible	
1,49	Huile de ricin	Faible mais net	
1,51	Essence de cèdre	Sensiblement net	
1,53	Essence de girofles	Nul	
1,54	Créosote	Nul	
1,66	Bromure naphtaline	Net	

2° La réversibilité, autour de la zone d'extinction, existe comme dans les cils.
(même préparation)

1,66	Bromure naphthaline	Net	
1,54	Créosote	Nul =	Indice d'extinction
1,49	Huile de ricin	Faible mais net	
1,54	Créosote	Nul =	id.
1,36	Alcool	Net	

Flagelles des spermatozoïdes.

Matériel. — Spermatozoïde de Triton (*Triton cristatus* Laur).

L'éclairement assez faible, mais net, des flagelles de ces gros spermatozoïdes doit être considéré comme relevant également de la dépolarisation (Mackinnon et Vlès 1908). Un point intéressant à noter est que « l'indice d'extinction » de ces éléments est sensiblement plus élevé que celui des cils vibratiles ($N_L = 1,56$ au lieu de 1,51) ; la différence de 0,05 dans les indices d'extinction de ces deux éléments, très nette et plus grande que les approximations des mesures, a-t-elle un intérêt quelconque au point de vue cytologique ? Je rappelle à ce sujet que certaines théories récentes tendent à éloigner les cils des flagelles, mais il ne faut peut-être pas trop s'attacher à cet argument-ci qui a plus de valeur au point de vue chimique qu'au point de vue morphologique. Nous verrons plus loin des muscles de deux animaux de la même espèce offrir des écarts analogues.

Les flagelles en question sont également + , ce qui est en rapport avec la structure fibrillaire démontrée depuis longtemps.

Flagelles des spermatozoïdes de Triton

Indice du liquide	Liquide employé	Estimation de l'éclairement de l'objet	Comparaison des indices du liquide et de l'objet
1,33	Eau	Net	
1,35	Alcool éthylique	Net mais plus faible	
1,47	Glycérine	Très faible	
1,49	Huile de ricin	Très faible	
1,51	Essence de cèdres	Sensiblement nul	
1,54	Créosote	Sensiblement nul	
1,56	Divers mélanges	Nul	$N_L = N_0$
1,58	de creosote	Nul	
1,60	+ bromure		
1,60	naphthaline	Très faible mais net	
1,66	Bromure naphthaline	Net	

Muscles lisses.

Au contraire des cas que nous avons examinés jusqu'ici, l'éclairement total des fibres musculaires lisses se présente comme dû à une substance anisotrope. Les expériences ont porté sur des matériaux empruntés à divers groupes :

Vertébrés : *Triton cristatus* Laur, muscles de la paroi de la vessie.

Mollusques : *Mytilus galloprovincialis*, adducteur postérieur. *Octopus vulgaris*, muscles des bras.

Cœlentérés : *Beroë ovata*, fibres musculaires du mésenchyme (fig. 42).

A. — *Variation de la teinte avec l'épaisseur.* — La variation de la teinte avec l'épaisseur de la préparation est un fait d'observation courante pour les fibres musculaires, aussi bien lisses que striées d'ailleurs. On trouve sans aucune difficulté dans la première dissociation venue des fibres déchirées en biseau, et il n'est même pas besoin de mesures pour se rendre compte que la teinte est fonction de l'épaisseur. Nous n'insistons pas sur cette démonstration qui n'a guère qu'une importance annexe à côté de celle de la méthode d'immersion.

B. — *Méthode d'immersion.* — L'éclairement de la fibre musculaire lisse ne paraît pas dépendre de l'indice de réfraction du milieu extérieur. On n'observe avec nos procédés d'investigation aucune variation sensible de l'éclairement au moment de l'égalité d'indices de la fibre et du médium d'immersion. Cette égalité a été, bien entendu, soigneusement repérée au Schröder, de façon à ne laisser aucun doute sur le moment où eût pu se produire la variation.

Les propriétés optiques de la fibre musculaire lisse se distinguent donc essentiellement de celles du cil, en ce qu'ici nous trouvons véritablement une substance anisotrope.

Vessie de Triton.

Indice du liquide d'immersion	Liquide d'immersion	Estimation de l'éclairement de l'objet	Comparaison des indices du liquide et de l'objet
1,33	Eau	Très net	
1,36	Alcool éthylique	»	
1,49	Huile de ricin	»	
1,51	Essence de cèdre	»	$n_o > n_L$
1,52	Essence de cèdre + essence de girofle	Aucune variation sensible	$n_o \leq n_L$
1,53	Essence de girofle	Aucune variation sensible	$n_o < n_L$
1,56	Créosote + bromure naphtaline	»	
1,66	Bromure naphtaline	»	

Adducteur de Moule.

Indice n_L du liquide d'immersion	Liquide d'immersion	Estimation de l'éclairement de l'objet	Comparaison des indices du liquide et de l'objet
1,34	Eau de mer	Très net	
1,36	Alcool éthylique	»	
1,49	Huile de ricin	»	
1,51	Essence de cèdre	»	$n_o > n_L$
1,52	Essence de cèdre + essence de girofle	Aucune variation sensible	$n_o \leq n_L$
1,53	Essence de girofle	»	$n_o < n_L$
1,56	} Créosote + bromure naphtaline	»	
1,58		»	
1,66		»	

3° Les muscles de *Beroe* et d'*Octopus* donnent les résultats analogues.

Muscles striés

La question est particulièrement complexe parce que, comme nous allons le voir, l'éclairement n'est pas homogène et il s'y rencontre des

phénomènes optiques de divers ordres. Nous examinerons successivement les différentes stries.

1° *Disque Q.* — Matériel : muscles des membres de divers Arthropodés (Pinces et pattes de *Carcinus maenas*, *Platycarcinus pagurus*, *Eupagurus Prideauxi*, *Crangon vulgaris*, *Astacus fluviatilis*, pattes d'*Hydrophilus piceus*); Gastrocnémiens de grenouille.

Le disque sombre ne montre aucune variation d'éclairement correspondant à la variation des indices : il se comporte absolument comme la fibre lisse. Nous avons en outre vérifié sur des disques Q d'*Astacus*, qu'il n'y a aucune variation sensible de la teinte au moment de l'égalité d'indices; la mesure a été faite très soigneusement au comparateur Michel Levy, et l'égalité d'indices vérifiée au Schröder.

Carcinus moenas.

Indice du liquide d'immersion	Liquide d'immersion	Estimation de l'éclairement de l'objet	Comparaison des indices du liquide et de l'objet
1,34	Eau de mer	Très net	
1,36	Alcool éthylique	»	
1,49	Huile de ricin	»	
1,50	Xylol	»	
1,51	Essence de cèdre	»	$n_0 > n_L$
1,52	Cèdre + girofle	Aucune variation sensible	$n_0 \approx n_L$
1,53	Essence girofle	»	$n_0 \leq n_L$
1,64	Créosote.	»	$n_0 < n_L$
1,66	Bromure naptaline	»	

Comme pour la fibre lisse, la conclusion relative au disque Q s'impose : le disque Q renferme bien une substance anisotrope et son éclairement est de la biréfringence vraie.

Il n'y a même certainement aucune trace de dépolarisation au niveau de ce disque, ce qui aurait produit un minimum relatif d'éclairement; ceci est à rapprocher de la faiblesse de la lumière diffractée par Q que nous avons remarquée avec l'ultramicroscope.

Au voisinage de l'égalité d'indices, les stries Q sont, en lumière naturelle, très peu distinctes des régions voisines : l'ensemble de la fibre est « éclairci », et à ce moment les indices extrêmes de ces deux sortes de stries ne doivent guère différer de plus d'une unité de la deuxième déci-

male; il en est de même pour la strie Z. Les indices sont évidemment rapprochés du fait que les diverses substances sont déshydratées, et que ce sont les albuminoïdes au maximum de concentration que nous examinons. Il doit intervenir dans les diverses stries de la fibre fraîche (comme le pensent Merkel, R. Dubois, etc.), des variations de concentration qui accentuent ces différences.

L'égalité d'indices entre la strie Q et le médium se produit en général au voisinage de $N = 1,52$. Cependant quelques échantillons présentent des valeurs plus élevées; il ne paraît y avoir aucun rapport avec les différences spécifiques des animaux employés, deux valeurs extrêmes pouvant se produire dans deux individus de la même espèce.

Autant qu'on en peut juger par l'aspect extérieur des stries cette différence ne paraît pas en relation avec l'état de contraction ou de relâchement des fibres. Aucune relation non plus avec le temps de passage dans les réactifs, que nous avons noté pour plusieurs expériences.

On trouvera ci-joint, à titre documentaire, un tableau des valeurs de ces égalités d'indices pour divers muscles lisses ou striés. On pourra constater que la majorité des égalités se fait au voisinage de $N = 1,52$:

Adducteur Moule	1,51	$> N >$	1,52
»	1,51		1,53
»	1,51		1,53
»	1,51		1,53
Vessie <i>Triton cristatus</i>	1,51		1,52
Bras <i>Octopus vulgaris</i>	1,51		1,53
Pince <i>Carcinus menas</i>	1,51		1,52
Patte <i>Platycarcinus pagurus</i>	1,51		1,53
»	1,51		1,54
»	1,51		1,53
Pattes <i>Crangon vulgaris</i>	1,51		1,53
Abdominaux <i>Crangon vulgaris</i>	1,51		1,53
Patte <i>Hydrophilus piceus</i>		1,56	
Patte <i>Astacus fluviatilis</i>	1,50		1,54
Pince, <i>Eupagurus Prideauxi</i>	1,55		1,56
»	1,51		1,53

Je rappelle que cet indice où se produit l'égalité n'a rien de commun avec l'indice de réfraction de la fibre vivante dans son milieu normal.

2° *Disque Z*. — Au contraire des stries Q, l'éclairement des disques Z paraît entièrement dû à de la dépolarisation. On remarque fort bien

l'extinction du disque au voisinage de l'égalité d'indices de la fibre et du médium ; le disque éteint se rallume quand on s'éloigne de cette égalité, soit dans un sens, soit dans l'autre.

A vrai dire, l'égalité est ici un peu plus difficile à observer, la surface de contact direct entre Z et le médium, sur les bords de la fibre, étant extrêmement petite ; mais la zone d'incertitude est faible et peu éloignée de la valeur d'indice totale de la fibre (4).

Un autre procédé qui nous a été assez utile pour l'étude de Z et qu'on pourrait généraliser à d'autres cas, consiste à ne pas faire les observations entre lame et lamelle, où les échanges de liquides ne sont

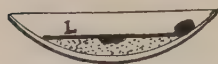


Fig. 42. — Lamelle L lutée dans un verre de montre.

jamais parfaits : la dissociation effectuée sur lamelle y adhère suffisamment, surtout après l'alcool, pour qu'on puisse retourner cette lamelle sur un verre de montre, et l'y luter par un de ses coins (fig. 42). Il suffit alors de remplir le verre de montre du liquide choisi jusqu'à ce qu'il

baigne la dissociation et la face inférieure de la lamelle ; l'observation se fait sans aucune difficulté, même à l'immersion.

Ce procédé a l'avantage de permettre l'emploi de grandes quantités de liquides où les diffusions sont plus faciles, et d'éviter tout dérangement des repères du fait des glissements inévitables des lamelles sur les lames.

4. Il y a une importance très grande, dans l'emploi de la méthode d'immersion pour les stries et surtout pour la strie Z, à repérer très rigoureusement une strie ou un groupe de stries, et à les suivre pendant toute la série des liquides. On constate en effet si l'on examine les divers points d'une longue fibre, que le disque Z est loin de présenter le même aspect sur toute la longueur de la fibre : il peut être très net à un bout de la fibre, absolument nul à l'autre. On s'exposerait donc à de grossières erreurs en ne suivant pas le même disque pendant les diverses opérations. Ce repérage d'une strie musculaire est, à peine est-il besoin de le dire, très délicat : on peut l'aider par l'adjonction à la préparation de corps étrangers fixés sur elle, et qui servent de base de repérage ; je recommanderai particulièrement des fils de verre enfilés transversalement dans le paquet des fibres ou collés contre lui au moment de sa première coagulation, et à partir desquels on peut compter le nombre des segments musculaires séparant ce point de la strie intéressante.

Disques Z. — Muscles de la pince d'Eupagurus Prideauxi.

(Une même préparation, une même strie)

n_L	Liquide	Eclairciment	Observations
—	Fibre fraîche	Très net	Aspect granuleux très caractéristique
1,36	Alcool éthylique	»	
1,50	Xylol	Net (biquartz)	
1,54	Créosote	Net »	$n_0 > n_L$
1,56	Créosote + bromure de naphthaline	Nul (biquartz)	$n_0 \leq n_L$
1,66	Bromure de naphthaline	Très net sans aucun quartz	
1,55	Créosote + bromure de naphthaline	Sensiblement nul ?	$n_0 > n_L$
1,50	Xylol	Faible mais net	
1,36	Alcool éthylique	Très net	Z a repris son aspect granuleux du début
1,56	Créosote bromure de naphthaline	Nul	$n_0 = n_L$

Disques Z. — Muscles des pattes d'Hydrophilus piceus.

(Une même préparation, une même strie)

n_L	Liquide	Eclairciment	
—	Fibre fraîche	Très net	
1,36	Alcool éthylique	»	$n_0 > n_L$
1,50	Xylol	»	$n_0 > n_L$
1,54	Créosote	Sensiblement nul	$n_0 \leq n_L$
1,58	Créosote + bromure naphthaline	»	
1,66	Bromure naphthaline	net	
1,56	Créosote + bromure de naphthaline	nul	$n_0 = n_L$
1,30	Xylol	net	$n_0 > n_L$
1,36	Alcool éthylique	net	

Ces résultats doivent être discutés, étant données les expériences de Schipiloff et Danilewsky.

On peut se demander en effet si l'éclairciment normal du disque Z ne

peut pas contenir une part de biréfringence vraie due à la présence de la lécithine signalée par ces auteurs. Si cette part existe, elle doit être fort minime : le minimum d'éclairement paraît zéro, de sorte que l'on pourrait admettre que les lécithines biréfringentes ont été dissoutes par les médiums employés dans lesquels elles sont effectivement solubles ; mais dans ce cas la réversibilité de l'éclairement ne se comprendrait plus. Des mesures fort délicates, et impossibles dans l'état de nos techniques, permettraient seules de juger de leur rôle en montrant que l'éclairement n'est pas complètement réversible. En tout cas, la part d'éclairement due à ces lécithines est négligeable à côté de la dépolarisation intense présentée par le disque Z.

Le raisonnement employé par Schipiloff et Danilewsky pour la démonstration du rôle des lécithines dans l'éclairement de Z est en somme le suivant : « l'éclairement de Z est produit par la biréfringence des lécithines, parce que les lécithines extraites de la fibre peuvent présenter de la biréfringence, et que les substances attaquant les lécithines font disparaître l'éclairement de Z ». Mais il ne faut pas oublier que ces substances qui attaquent les lécithines attaquent du même coup la paroi de Z et peuvent modifier sa structure en altérant par là accessoirement son éclairement : *sublata causa, tollitur effectus*.

Le fait de considérer les lécithines comme biréfringentes dans la strie Z est une induction par analogie, et les expériences de Schipiloff et Danilewsky ne me paraissent pas du tout contradictoires avec la dépolarisation de Z.

3^o *Strie Qh*. — La strie *Qh* a, en lumière polarisée, une existence très controversée. Engelmann la considère comme indistincte dans le reste du disque Q ; d'autres auteurs (Flogel) comme moins biréfringente que les deux régions voisines Q1 et Q2 ; d'autres enfin (Rollett) comme non biréfringente. Il semble à première vue que l'opinion de Rollett soit exacte : on voit quelquefois une strie sombre, très nette, séparant le disque Q en deux, sur des muscles en place dans l'animal vivant (*Mysis* examinées par transparence). Cependant l'expérience montre que cette strie sombre ne résiste pas à une variation du rapport des indices de réfraction, et en particulier qu'elle disparaît toujours au moment où ce rapport passe par la valeur 1. A l'égalité d'indices, le disque Q est uniformément biréfringent, et il n'y a pas trace de strie *Qh*. Le phénomène est réversible, c'est-à-dire que, lorsqu'on s'éloigne de cette égalité d'indices, *Qh* finit par reparaître.

Il est difficile de dire si cette strie apparente-sombre, visible dans les indices extrêmes, est une raie d'interférence, ou bien le résultat de

réflexions totales sur une dénivellation de la surface de la fibre à ce niveau.

4^o *Stries I.* — Au moment de l'égalité d'indice, on peut observer que les stries I sont *rigoureusement éteintes*. Ce fait tranche donc la question de la « segmentation » de la substance biréfringente : on a vu plus haut que divers auteurs (Haycraft.. etc.) admettent la biréfringence totale de la fibre, les stries dites isotropes résultant de réflexions totales sur les dénivellations de la surface ; or, au moment de « l'indice d'extinction », toute réflexion totale devient impossible, et si cette théorie était exacte on devrait voir à ce moment la fibre totalement éclairée, passer par un maximum d'éclairement. Cette théorie est donc insoutenable, et la substance biréfringente est bien « segmentée ».

Cependant, dans les indices extrêmes, et même sur le muscle frais, la région I est souvent le siège de phénomènes d'éclairement assez accentués, simulant de chaque côté de Z une fibrillation longitudinale ; c'est certainement d'un aspect analogue que divers auteurs ont conclu à une biréfringence totale (Rouget, Hürthle). Cet éclairement est nettement de la dépolarisation, du fait de son existence exclusive dans les indices extrêmes, et on ne peut pas conclure à une sorte de rétraction d'une substance biréfringente au milieu du segment, lors de la mort du tissu, du fait que cet aspect reparait vers les indices élevés (1,66) et est réversible.

5^o En dernier lieu je signalerai qu'on observe parfois sur le bord des fibres lisses ou striées, dans les indices tout à fait extrêmes, des traces de dépolarisation tenant à la grande différence des indices de la fibre et du médium ; elles disparaissent très vite dès que cette différence diminue. Ces phénomènes sont nettement anormaux et ne se présentent pas dans la pratique courante.

On voit donc que la fibre musculaire striée est un système optique beaucoup plus complexe qu'on ne le soupçonnait jusqu'ici.

En résumé, les propriétés optiques de la fibre striée se répartissent ainsi :

- 1^o Substances anisotropes : strie Q ;
- 2^o Substances dépolarisantes : strie Z ; fibrilles au voisinage de Z, bords de la fibre ;
- 3^o Substances isotropes : stries I ;
- 4^o Substances faussement isotropes, probablement des réflexions totales : Qh.

Organes contractiles des Protozoaires

L'étude des organes contractiles de Protozoaires est extrêmement importante et intéressante. Malheureusement elle est très limitée du fait de l'imperfection de nos moyens d'investigation. En effet, les organes trop petits ne donnent, tant au point de vue de la biréfringence que de la dépolarisation, que des réactions trop vagues pour qu'on puisse les utiliser avec certitude. L'expérience doit donc se cantonner dans quelques grosses formes, et il faut absolument rejeter tous les éclaircissements douteux. C'est ainsi que pour les cils nous nous sommes adressés (Mackinnon et Vlès 1908) aux gros cils adoraux des *Stentors* et des *Vorticelles*; pour les flagelles nous n'avons pu malheureusement trouver de matériel assez net, et après avoir examiné quelques *Dino-flagellés* nous avons dû nous décider à abandonner l'étude de ces organes. Quant aux myonèmes enfin, nous avons en vain cherché un éclaircissement net dans des *Stentors*, *Spirostomum*, *Dileptus*, etc., dont les myonèmes sont cependant décrits comme biréfringents, et nous sommes arrêtés au spironème du pédoncule de très gros *Carchesium*.

C'est qu'ici, outre les difficultés optiques dues à la petitesse du matériel, se trouvent des difficultés de technique, qui se rencontraient peu en présence de branchies de Moule ou de muscles de Grenouille. Il est absolument nécessaire, pour éviter la dissociation des éléments de la préparation et la perte des individus repérés pour l'observation, d'opérer tous les changements de liquides sous lamelle, avec un lutage partiel de celle-ci. De pareilles conditions sont évidemment moins favorables au point de vue du mélange et de la diffusion des essences assez visqueuses que l'on emploie; l'élimination de l'ancien liquide et son remplacement par le nouveau ne se font jamais parfaitement; de sorte que l'indice réel du liquide sous lamelle est inférieur ou supérieur à son indice nominal, suivant que le liquide à éliminer avait un indice inférieur ou supérieur au nouveau.

Il en résulte des apparences d'« *hysteresis* » de l'éclaircissement: les éclaircissements d'une même préparation, à l'aller et au retour dans la série ascendante des indices ne sont pas rigoureusement identiques dans un même liquide. L'extinction en particulier paraît se faire dans un indice légèrement plus bas quand la préparation monte vers les forts indices que lorsqu'elle en descend. La chose est de peu d'importance (par exemple pour l'extinction de cils de *Stentor* $N_L \leq 1,51$ (nominal bien entendu)

en montant, $N_L = 1,53$ (en descendant) mais il est bon d'en être prévenu, on peut être dérouté dans les premières préparations par cette apparence de contradiction.

Ce phénomène diminue d'ailleurs avec le temps que l'on accorde à la diffusion des liquides.

Les organes contractiles que nous avons étudiés chez les Protozoaires sont (Mackinnon et Vlès 1908) :

1° Cils adoraux de *Stentor polymorphus* Ehr, et de Vorticelles. L'immersion montre que l'éclairement est nettement dû à de la dépolarisation. Ce résultat concorde parfaitement avec ce qui a été exprimé plus haut pour les cils épithéliaux. L'« indice d'extinction » est également voisin de 1,51 et la réversibilité existe aussi.

2° Myonèmes : pédoncule de gros *Carchesium*. — Nous avons étudié l'éclairement du cordon intrapédonculaire ainsi que celui de la gaine du pédoncule, tous deux nous ont donné une réaction faible mais très nette, la réaction de la gaine étant d'intensité sensiblement égale, et parfois même supérieure à celle du spironème (contrairement à l'opinion d'Engelmann). Sur ce matériel l'expérience d'immersion n'a montré aucune variation notable de l'éclairement, aussi bien pour la gaine que pour le cordon, ces éléments doivent donc être considérés l'un et l'autre comme anisotropes et vraiment biréfringents. Il est intéressant de noter que le pédoncule des Vorticelles a été justement présenté comme exemple probable de dépolarisation par Rouget, dans son hypothèse que nous avons signalée plus haut.

3° Nous avons eu enfin l'occasion d'étudier l'éclairement de *Trypanosoma (Spirochaeta) Balbianii* Certes (qui n'avait pas encore été, je crois, observé jusqu'ici). Dans cette forme à affinités si discutées, les propriétés de contractilité sont particulièrement intenses dans la « membrane ondulante » ; elles existent également dans le « corps » qui peut présenter des flexions assez vives et assez accentuées. Il est intéressant de constater que le corps et la membrane donnent une réaction faible mais nette, entre les nicols croisés ; cette réaction, dans la membrane, est principalement visible dans la région du « filament bordant ».

L'expérience d'immersion a montré que l'éclairement total de cet organisme (corps et membrane) est dû à de la dépolarisation. L'« indice d'extinction » est voisin de $N_L = 1,56$.

Cette nature de l'éclairement de *T. Balbianii* n'est pas sans intérêt à propos d'une discussion récente sur la nature des « stries de renforcement » de sa membrane. Ces stries ont été considérées par Vlès (1906) comme de nature ciliaire : la membrane serait une sorte d' « aggloméré » d'éléments ciliaires analogue aux palettes de Cténophores par exemple, et capable de se dissocier sous certaines influences.

Cette opinion a été rejetée par Borrel et Cernovodeanu (1907) et enfin par Fantham (1908) qui fait de ces stries des myonèmes. Les propriétés optiques que nous venons de décrire semblent plutôt en faveur de la première théorie (1).

L'éclairement dû uniquement à la dépolarisation écarterait ces éléments des éléments musculaires et des myonèmes vrais.

Cils adoraux de *Stentor polymorphus*.
(Comparaison de diverses préparations)

Indice du liquide	Liquide employé	Estimation de l'éclairement de l'objet	Comparaison des indices du liquide et de l'objet
1,33	Eau	Très net	$n_0 = n_L$
1,36	Alcool éthylique	»	
1,37	Eau glycérine	Plus faible mais net	
1,47	Glycérine	Très faible	
1,49	Huile de ricin	Extrêmement faible	
1,51	Essence de cèdres	Nul	
1,53	Essence de girofles	Extrêmement faible	
1,54	Créosote	»	
1,60	Créosote + bromure naphthaline	Faible mais net	
1,66	Monobromure de naphthaline	net	

Cils adoraux de *Stentor*.
(Préparation réversible)

n_L	Liquide	Eclairement	Indice d'extinction
1,36	Alcool éthylique	net	4,51
1,53	Essence de girofles	Sensiblement nul	
1,66	Bromure de naphthaline	net	
1,53	Essence de girofles	Extrêmement faible	
1,36	Alcool éthylique	Faible mais net	

(1) Voir les critiques de Porter (*Arch. Zool.* 1910).

Cils de Vorticelle.
(Préparation réversible)

Indice du liquide	Liquide employé	Estimation de l'éclairement de l'objet	Indice d'extinction
1,36	Alcool éthylique	Très net	
1,53	Essence de girofles	nul	1,53
1,66	Bromure de naphthaline	net	
1,53	Essence de girofles	sensiblement nul	id.
1,36	Alcool éthylique	très net	

Trypanosoma Balbianii.

Indice du liquide	Liquide d'immersion	Estimation de l'éclairement de l'objet	Comparaison des indices du liquide et de l'objet
1,34	Eau de mer	net	
1,36	Alcool éthylique	moins net	
1,47	Glycérine	assez net	
1,51	Essence de cèdres	très faible	
1,53	Essences de girofles	»	
1,56	Créosote + bromure naphthaline	nul	$n_o = n_L$
1,66	Bromure naphthaline	très faible	

Depuis la publication des résultats précédents, Doris Mackinnon (1909) a eu l'occasion de reprendre cette recherche sur divers éléments de Protozoaires. Elle a pu en particulier très bien étudier les rayons de l'*Actinosphaerium* donnés comme biréfringents par Engelmann; sa conclusion est que l'éclairement de ces organes relève de la dépolarisation, l'indice d'extinction étant compris entre 1,53 et 1,54. On sait qu'Engelmann étudiant *Actinosphaerium Eichorni* Ehr. avait indiqué (1875-1907) que les axopodes (observés sur le vivant avec un grossissement de 100 diamètres) donnaient une réaction entre nicols croisés : les filaments axiaux, dans leur entière longueur depuis leur insertion sur la couche corticale de l'organisme, lui paraissaient être des uniaxes positifs. Pendant la rétraction de l'axopode, le protoplasme biréfringent

serait redevenu complètement isotrope en se fusionnant avec le reste du protoplasme, ce qu'Engelmann expliquait par une désorganisation de l'orientation des inotagmes.

Mlle Mackinnon a retrouvé sur *Actinosphaerium* vivant l'éclairement des axopodes décrit par Engelmann ; en plus de l'éclairement des axopodes, elle a signalé une faible réaction générale de l'animal, distincte de la forte biréfringence montrée par diverses inclusions alimentaires.

Voici les tableaux d'expériences indiqués par Mlle Mackinnon :

Actinosphaerium Eichorni.

1° Comparaison de préparations différentes.

n_L	Liquide	Eclairement	Comparaison des indices
1,33	Eau	net	} $n_L = n_s$
1,36	Alcool éthylique	net, plus faible	
1,37	Glycérine eau	plus faible, encore distinct	
1,47	Glycérine	très faible	
1,51	Huile de cèdres	extrêmement faible	
1,53	Essence de girofles	nul	
1,54	Créosote	nul	
1,56	Huile d'anis	reparaît très faible	
1,60	Huile d'amandes amères	très faible	
1,60	Bromure de naphthaline	assez net	

2° Le même Actinosphaerium.

(Préparation réversible)

n_L	Liquide	Eclairement
1,33	Eau	net
1,36	Alcool éthylique	assez net
1,53	Essence de girofles	nul
1,54	Créosote	nul
1,56	Huile d'anis	très faible mais appréciable
1,66	Bromure de naphthaline	faible mais net
1,55	Huile d'anis	plus faible
1,54	Créosote	sensiblement nul
1,53	Essence de girofles	nul
1,36	Alcool éthylique	faible mais net

Résumé et critiques des expériences précédentes

I. RÉSUMÉ. — Les expériences ci-dessus se résument de la façon suivante :

1^o Eléments dont l'éclairement entre nicols croisés varie avec le rapport des indices, et dont la réaction est due exclusivement à de la dépolarisation par des substances isotropes :

- Cils vibratiles épithéliaux.
- Cils vibratiles des Infusoires.
- Palettes des Cténophores.
- Flagelles des spermatozoïdes.
- Rayons d'*Actinosphærium*.
- Disques Z des fibres striées.
- Fibrillation des disques I.
- Membrane ondulante et corps de *Trypanosoma Balbianii*.

2^o Eléments dont l'éclairement entre nicols croisés ne varie pas avec le rapport des indices et dont la réaction est due à la biréfringence vraie de substances anisotropes :

- Muscles lisses.
- Disques Q des fibres striées.
- Spironème de la Vorticelle.

II. CONCLUSIONS. — La conclusion de ces expériences s'impose :

1^o Les organes contractiles forment, au point de vue de leurs réactions optiques, *deux classes bien distinctes*, les organes du type *ciliaire* étant dépolarisants, et les éléments du type *myoïde* étant vraiment biréfringents (en totalité ou en partie);

2^o On n'est nullement en droit d'admettre l'existence de *substances anisotropes générales à tous les organes contractiles* : il est contraire aux faits d'admettre, dans les organes ciliaires, des « inotagmes biréfringents » comparables à ceux que l'on pourrait envisager, avec Engelmann, dans les éléments myoïdes ;

3^o Dans ces conditions, et contrairement à la théorie d'Engelmann, des liaisons générales entre la contractilité et la biréfringence deviennent très problématiques.

III. CRITIQUES. — Etant donné l'importance exceptionnelle de ces conclusions, je crois bon de soumettre ces expériences à une sévère

critique; quelques objections en effet pourraient être posées et demandant à être discutées avec soin.

1° On peut objecter à toutes les expériences précédentes qu'elles sont faites sur du matériel où une précipitation et peut-être même une coagulation des albuminoïdes par l'alcool a été nécessaire. Du fait des coagulations, le matériel a subi une transformation absolument irréversible, et n'est plus dans les conditions normales.

Or, la précipitation par l'alcool, accompagnée ou non de coagulation, se fait tout au début de l'opération, au passage d'un indice très faible (1,33 ou 1,34) à un autre indice presque aussi faible (1,36) : il est à remarquer que c'est à ce passage qu'ont lieu les variations les plus minimales de l'éclairement et que parfois mêmes elles y sont absolument insensibles : si l'on a bien soin de laisser s'établir dans la préparation les équilibres de diffusions locales, de façon à ne pas avoir affaire à un liquide d'indice supérieur à celui que l'on croit avoir, on constate que les différences d'éclairement coïncident avec cette phase de coagulation sont absolument négligeables. L'objection n'aurait de valeur que si le minimum d'éclairement coïncidait approximativement avec ce moment, elle devient de peu de poids si l'on considère que l'éclairement se montre nettement indépendant du stade de coagulation possible, alors qu'il est par contre si nettement fonction du rapport des indices de réfraction.

2° Je crois qu'il est difficile d'admettre, dans les organes dits dépolarisants, la destruction par nos liquides d'une substance biréfringente quelconque. Le phénomène de réversibilité semble écarter complètement l'idée de destruction; d'autre part, dans les séries composées de préparations indépendantes montées dans les divers liquides, il serait bien étrange que ces divers liquides attaquaient la substance biréfringente avec une intensité dépendant du rapport des indices; il faudrait alors admettre que le liquide pour lequel ce rapport est l'unité produirait toujours une attaque totale, tandis que les liquides pour lesquels le rapport est plus grand ou plus petit que l'unité n'occasionneraient que des destructions partielles et assez exactement graduées entre elles pour suivre la variation même du rapport en question; chose plus qu'in vraisemblable.

La réversibilité est-elle rigoureusement exacte? nous avons déjà indiqué le problème plus haut : des mesures très délicates et impossibles dans l'état de nos techniques permettraient seules d'en juger quantitativement; qualitativement, beaucoup de préparations paraissent montrer une réversibilité sensiblement complète : il est possible à ce point de vue de les comparer à des pièces restées dans les liquides initiaux

des séries. A vrai dire, cette comparaison est quelquefois incertaine : le passage dans de très longues séries de réactifs finit, s'il est un peu trop prolongé, par laisser l'organe plus ou moins coloré en brun, ce qui gêne les comparaisons ; mais même dans ce cas le phénomène conserve une netteté suffisante pour que la part d'éclairement que l'on pourrait vouloir attribuer à une substance biréfringente soluble, doive être considérée comme tout à fait minime et négligeable vis-à-vis de la lumière intense donnée par la dépolarisation : cette substance biréfringente serait une pure spéculation théorique, puisqu'on ne pourrait pas la mettre en évidence au milieu du flux lumineux dépolarisé, et cette tentative pour consolider la théorie controversée d'Engelmann ne pourrait modifier ce fait que celui-ci a lui-même édifié sa théorie d'après la réaction de dépolarisation, seule évidente.

3° Il est difficile d'admettre, au milieu d'une série d'expériences, la substitution d'un phénomène à l'autre (par exemple le remplacement d'une substance biréfringente détruite par de la dépolarisation) ; il est peu vraisemblable que la variation du second phénomène prenne si exactement la suite de la variation du premier, sans aucune discontinuité. La réversibilité parle également contre cette hypothèse.

4° Une raison de vraisemblance est encore en faveur des phénomènes de dépolarisation : c'est leur ordre de grandeur, c'est la disproportion qui existerait entre la biréfringence de la pseudo-substance anisotrope des cils par exemples et la biréfringence des muscles. La biréfringence du muscle est en général inférieure à 0,002 (voir plus loin) ; or la teinte de polarisation d'un cil de Moule peut donner une trentaine de μ pour une épaisseur inférieure au μ , d'où la biréfringence serait plus grande que 0,03, soit au moins quinze fois plus forte que celle du muscle. Ce seraient en tous cas des « inotagmes » d'une autre espèce.

5° L'argument qui est évidemment le plus puissant en faveur de la dépolarisation est que la variation d'éclairement est fonction du rapport des indices. La coïncidence de l'extinction au moment de l'égalité d'indices est absolument inexplicable dans un phénomène de biréfringence. Cette extinction n'est point fonction de la qualité du liquide où elle se fait, mais uniquement de son indice, et nous pouvons observer l'égalité d'indices dans des liquides très différents (par exemple, pour 1,51 : essence de cèdres = huile de ricin + créosote = xylol + essence de girofles, etc.), sans observer de résultats discordants. La dépolarisation sensiblement seule permet d'interpréter ces faits.

6° Quelque conclusion que l'on veuille tirer de nos expériences, on est obligé d'admettre deux groupes dans les substances contractiles au point de vue de leurs propriétés optiques. Si l'on supposait l'existence

d'une substance biréfringente soluble dans les cils, cette substance serait essentiellement différente de celle des muscles, qui est insoluble dans les mêmes réactifs. Ce serait la dualité des « inotagmes », et il n'en resterait pas moins un doute considérable sur les relations entre ceux-ci et la contractilité.

7° En conclusion de toute cette discussion, l'admission des phénomènes de dépolarisation a pour elle un certain nombre de faits et d'arguments extrêmement puissants; les objections qu'on pourrait lui opposer et que nous venons de discuter semblent pouvoir être combattues, l'hypothèse d'une substance biréfringente masquée ou détruite, à laquelle elles tendent, ne permettant pas d'expliquer la plupart des faits exposés.

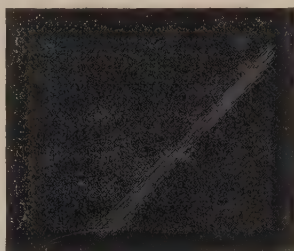
Dans l'état actuel de nos techniques et de nos expériences, on ne peut impartialement considérer une substance biréfringente comme réelle et démontrée que dans les éléments myoïdes; en dehors de ceux-ci, elle n'est pour le moment qu'une pure conception théorique (1).

1. L'absence de biréfringence dans un certain nombre d'éléments contractiles doit-elle, comme ont cru pouvoir le conclure quelques personnes, aboutir à la notion qu'il n'y a pas de phénomènes de « tension » dans ces organes? Evidemment non: dans tout organe contractile il y a *a priori* et presque par définition « tension » puisqu'il existe une force s'exerçant par lui ou sur lui; mais que cette force soit suffisante pour se traduire par une propriété optique dudit organe, c'est une toute autre affaire, et « tension » n'implique pas nécessairement biréfringence. La qualité de la substance soumise à la tension joue d'ailleurs un rôle important dans l'apparition du phénomène: je rappellerai à ce propos les recherches de Pockels (1901) qui a montré que pour une certaine teneur en plomb, il était impossible de rendre le verre biréfringent par compression.

CHAPITRE IV

Etude de la biréfringence musculaire

L'étude de la biréfringence musculaire doit être faite successivement en section principale, les fibres examinées perpendiculairement à leur longueur, et en section transversale ; à vrai dire la littérature est beaucoup plus riche en indications relativement au premier point qu'au second, et n'offre sur ce dernier sujet que des renseignements très concis (Brücke, Rouget, Soli).



I. Caractères histologiques

Je rappelle qu'au point de vue histologique la biréfringence n'est pas toujours uniformément répartie dans la fibre musculaire ; on admet en général, que le sarcoplasme (*sensu stricto*) n'est point biréfringent, les fibrilles l'étant seules. La chose n'est point nette du tout dans certaines fibres

lisses, comme l'adducteur de Moule, où toute la fibre à l'état frais paraît uniformément biréfringente ; elle l'est au contraire dans les fibres lisses des Nématodes (fig. 43) où la région fibrillaire est bien isolée de la masse générale du sarcoplasme, et où l'on peut constater aisément l'extinction de celui-ci.

Fig. 43. — Schéma de fibres musculaires d'*Ascaris*, dissociées, montrant la localisation de la biréfringence aux régions fibrillaires. La préparation a été légèrement éclairée latéralement pour laisser soupçonner la position du sarcoplasme, qui devrait être absolument invisible. F, fibrilles ; S, sarcoplasme. Dessin au noir de fumée (1).

1. Dessin à la pointe sèche sur du papier enfumé de cylindre enregistreur. Le papier glacé est tendu sur un cadre spécial, puis enfumé au rat de cave suivant le procédé classique.

Dans une fibre striée, les disques Q des fibrilles sont généralement admis comme seuls biréfringents (Engelmann, Rollett, etc.), le sarco-plasme périfibrillaire ne l'étant pas : ici encore, il y a divers degrés de netteté dans cette localisation : dans divers muscles striés (Grenouille, divers Crustacés) les disques Q forment en travers de la fibre une bande biréfringente unique, où il est impossible de voir aucune fibrilla-



Fig. 44. — Aspect usuel des fibres musculaires striés en lumière polarisée. Intestin postérieur de l'Ecrevise. Fibre à 45° des Nicols.

tion (fig. 44). Dans quelques cas assez rares, au contraire, on peut apercevoir une subdivision de la « bande » Q en un grand nombre de petits traits parallèles (fig. 45), l'assimilation de ces traits à des fibrilles



Fig. 45. — Schéma d'un aspect de fibrillation des bandes Q; muscles des pattes, *Astacus fluviatilis*. Dessin au noir de fumée.

Q, 2I, disques. — Intercalation (a) et décalage (d) de disques Q.

réelles restant à démontrer pour des raisons analogues à celles que nous avons exprimées à propos de l'ultra-violet; le phénomène est d'ailleurs très inconstant, même dans deux animaux de la même espèce.

Nous avons insisté plus haut sur les réserves qu'il faut faire relativement à la biréfringence de Z. Nous laisserons cette strie, dans ce chapitre, complètement de côté, ainsi que ses satellites N que nous n'avons jamais rencontrées sur le frais dans notre matériel. Quant à la raie Qh, nous nous sommes également expliqués à son sujet, et nous avons vu qu'on doit la regarder comme un phénomène d'élimination de rayons lumineux.

Nous nous restreindrons maintenant à l'étude seule de la biréfringence vraie, celle de la fibre lisse entière et du disque Q de la fibre striée.

II. Caractères optiques

Pour des muscles observés perpendiculairement à leur allongement, dissociés sur lames, les caractères optiques en lumière polarisée paraissent analogues pour la totalité de la fibre lisse et la bande Q de la fibre striée quand cette strie est isolément discernable; à faible grossissement, la fibre striée se comporte comme un tout unique, somme des différentes bandes Q inséparées par le microscope: elle est absolument comparable alors à une fibre lisse, et on peut décrire la biréfringence de la fibre musculaire en général sans spécifier si elle est lisse ou striée.

A. — Le muscle et la fibre musculaire observés perpendiculairement à leur allongement. — 1° *Le muscle et la fibre sont-ils uniaxes?* — On admet généralement que le muscle et les fibres musculaires sont uniaxes; nous avons vu plus haut que Brücke tirait cette conclusion du fait qu'une section transversale d'un muscle durci à l'alcool était éteinte pour tous les azimuts. Depuis Brücke jusqu'à Ugo Soli (1907), la caractéristique d'uniaxe a toujours été obtenue par cette méthode. Si cette opinion est exacte, l'ellipsoïde des indices (1) doit être sensiblement de révolution autour de l'axe d'allongement, et la biréfringence observée perpendiculairement à l'allongement du muscle doit être de valeur sensiblement constante dans les divers azimuts autour de l'axe du muscle. Or, pour le muscle entier, le plus souvent il n'en est rien, et la biréfringence du muscle peut offrir des variations du simple au double, et plus, pour deux azimuts rectangulaires; il

1. Ellipsoïde inverse d'élasticité E de Fresnel.

est facile de s'en rendre compte au moyen d'une platine théodolite, analogue à celle de Fedorow, ou telle que celle qui sera décrite plus loin : cette platine permet de faire tourner un muscle autour de son axe d'allongement perpendiculairement à l'axe optique du microscope, de sorte qu'il est possible d'en mesurer la teinte de polarisation eX et l'épaisseur e dans deux azimuths rectangulaires, et d'en déduire par conséquent les biréfringences absolue X correspondant à ces deux directions.

Pour fixer les idées, voici les valeurs d'un fléchisseur d'une phalange de la Grenouille; les insertions du muscle ont été soigneusement conservées pour éviter toute perturbation des fibres.

Azimuth α : épaisseur $e_1 = 0$ mm. 17

teinte $e_1 X_1 = 473$ mm. 10^{-6}

$$\text{biréfringence } X_1 = \frac{473 \cdot 10^{-6}}{17 \cdot 10^{-2}} = 27 \cdot 10^{-4}$$

Azimuth $(\alpha + 90^\circ)$: épaisseur $e_2 = 0$ mm. 15

teinte $e_2 X_2 = 188$ mm. 10^{-6}

$$\text{biréfringence } X_2 = \frac{188}{15} 10^{-4} = 12 \cdot 10^{-4} (\text{à } 2 \cdot 10^{-4} \text{ près})$$

Ces différences considérables pourraient-elles être imputées à une inégalité de répartition des fibres dans le muscle ou, ce qui revient au même, à des hétérogénéités non biréfringentes irrégulièrement réparties dans le paquet de fibres et faussant la valeur de l'épaisseur effective? Je ferai remarquer que si la biréfringence moyenne était vraiment constante, ces hétérogénéités devraient alors représenter une sorte de masse asymétrique de la moitié de l'épaisseur totale du muscle, ce qui est énorme, et il serait bien étrange qu'on ne s'en aperçoive pas au simple examen microscopique entre nicols croisés. Il est à noter qu'un phénomène analogue, biréfringence différente dans deux azimuths, est très souvent présenté par des lames de caoutchouc tendues.

Cette différence de biréfringence dans deux azimuths rectangulaires peut tenir, soit (dans le cas d'une biréfringence accidentelle analogue à celle de caoutchouc) à une dissymétrie du champ de force producteur, soit (dans le cas d'une substance biréfringence cristalline) à une inégalité de répartition de substance. Toujours est-il que la surface des indices d'un muscle n'est pas de révolution, et se comporte au moins comme l'ellipsoïde d'un biaxe; je dis *au moins*, parce qu'en général il n'est pas évident qu'il s'agisse d'une surface régulière : l'on pourra avoir affaire, le plus souvent, à des surfaces supérieures au 2^e degré.

A titre d'exemple, pour donner une notion sur l'allure irrégulière de cette surface, nous avons mesuré dans divers azimuths la biréfringence d'un muscle tournant régulièrement autour de son allongement; les mesures ont été faites de 30 en 30 degrés pour une rotation totale de 180° effectuée au moyen de la platine théodolite; le matériel employé a été un muscle lisse très long et presque filiforme, le vertical des compas de la lanterne d'Aristote de l'Oursin (*Paracentrotus lividus* Lk). Ces muscles de la lanterne sont extrêmement pratiques pour toutes les expériences de ce genre, du fait qu'ils sont parfaitement isolés, et qu'on peut pour les enlever détacher les deux pièces calcaires où ils s'insèrent en gardant les insertions intactes. Le muscle peut être obtenu absolument exempt de toute lésion.

Voici la marche de la mesure :

Vertical du compas. — *Paracentrotus lividus* Lk (1)

Azimuth	Différence de marches	Epaisseur	Biréfringence
		mm.	
0	309 $\mu\mu$	0,24	11.10 ⁻⁴
30°	309	0,21	14 »
60°	188	0,23	8 »
90°	170	0,27	6 »
120°	263	0,25	10 »
150°	242	0,24	10 »

Précision. — Les approximations sur la valeur de la biréfringence sont de l'ordre de 1.10⁻⁴.

La courbe X ci-jointe (fig. 46) donne, en cordonnées polaires, l'allure de la section droite d'une surface des indices (2) que l'on pourrait construire d'après ces données pour le muscle précédent; on voit qu'elle est tout à fait irrégulière. Elle prend une netteté spéciale si on place sur les mêmes coordonnées la courbe *e* de variations d'épaisseur du muscle dans les mêmes azimuths; on remarque alors que dans cet exemple les maxima de biréfringence correspondent sensiblement aux minima d'épaisseur du muscle et inversement. Il y a là probablement plus qu'un hasard de coïncidence.

1. Les mesures ont été faites en lumière rouge; le muscle a été légèrement humecté d'une solution très étendue de glycérine pour éviter sa dessiccation.

2. Une « surface inverse » d'élasticité.

Dans les muscles que nous avons étudiés et pour les raisons exposées plus haut, la répartition moyenne des fibres dans le muscle doit être considérée comme à peu près constante, et le phénomène d'inégalité de biréfringence ne doit dépendre que d'une valeur inégale de la

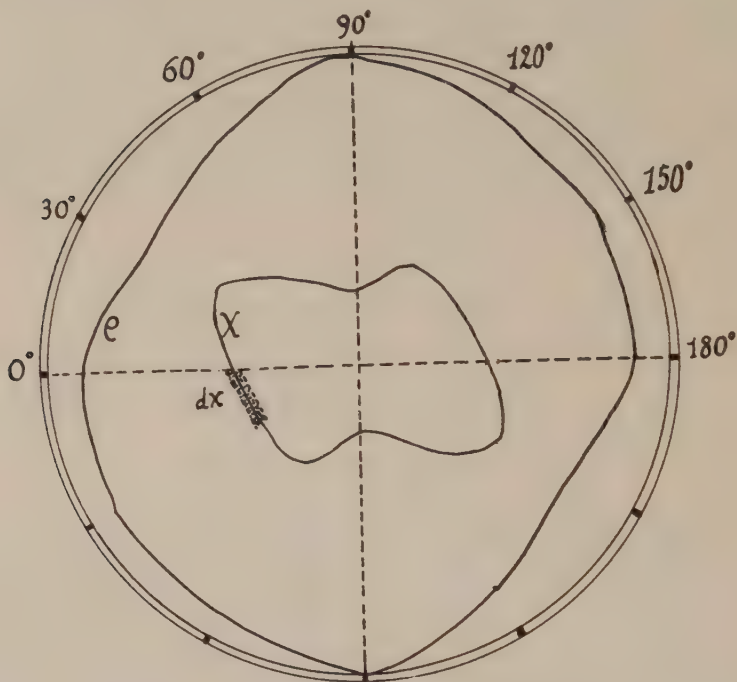


Fig. 46. — Variations corrélatives de l'épaisseur e et de la biréfringence X d'un muscle dans divers azimuths autour de son axe d'allongement. Vertical des compas, Oursin.

e , contour de la section du muscle, X section droite de la surface des indices, en coordonnées polaires. dX , zone limite des erreurs expérimentales sur la valeur de X .

substance biréfringente même des diverses fibres. Peut-être s'agit-il tout simplement d'un phénomène de contraction locale de certaines fibres; cependant, sur ce vertical des compas presque filiforme, on peut très bien déceler les « ventres » de contraction, tant par la dénivellation qu'ils produisent que par l'effet optique spécial qu'ils offrent entre nicols, et nous avons toujours évité les régions irrégulières à ce point de vue : la portion du muscle étudiée était optiquement régulière et ne paraissait pas contenir d'éléments pouvant introduire une variation du

simple au double sur la valeur de la biréfringence. Il est plus probable qu'il existe des inégalités fondamentales dans les diverses fibres en rapport avec leur position dans le muscle par exemple, ce qui ne serait pas en désaccord avec des surfaces d'indices curieuses du type de celle que nous avons indiquée plus haut. Il est à peine besoin d'ajouter que la surface que nous venons de décrire *n'a aucun caractère de généralité* : deux surfaces d'indices de deux muscles différents ne paraissent avoir de commun que leur irrégularité même.

La surface des indices de la fibre elle-même est-elle aussi irrégulière que celle du muscle total ? On n'est évidemment pas en droit de conclure de l'une à l'autre. A vrai dire les mesures sont ici beaucoup plus délicates à cause de la nécessité d'employer des objectifs plus forts qui rendent les repérages plus pénibles ; en outre les mesures sont beaucoup plus aléatoires du fait de la nécessité de dissocier le muscle pour en extraire le fibre, opération qui expose celle-ci à des traumatismes et et à des étirements accidentels. Nous avons cependant tenté l'observation ; sur une fibre du tibial de la Grenouille, par exemple, la surface des indices obtenue est beaucoup moins irrégulière, mais sa section droite ne coïncide pas encore tout à fait, aux erreurs d'expérience près, avec la circonférence que devrait montrer un uniaxe rigoureux.

Je dois dire par contre que des surfaces d'indices d'autres fibres se sont parfois montrées beaucoup plus irrégulières que celle-ci : ici encore aucun caractère de généralité. On en trouvera divers exemples plus loin dans les diverses expériences citées à propos des déformations mécaniques : j'en signale un tout à fait intéressant où les deux biréfringences rectangulaires étaient 4 et 29 (10^{-4}), écart énorme (mylohyoïdien de Grenouille).

Fibre de tibial de Grenouille où la section de la surface des indices est presque cyclique (fig. 47).

Azimuth	Épaisseur	Différence de marches	Biréfringence
	mm.	$\mu\mu$	
0	0,095	200	21,10 ^{—4}
36°	0,090	160	18 »
60°	0,095	160	17 »
90°	0,095	160	17 »
120°	0,100	188	19 »
150°	0,105	188	18 »

Il n'est pas impossible que dans certains cas la fibre ait une surface d'indices vraiment de révolution, mais il est probable que c'est un phénomène tout à fait exceptionnel : un système hétérogène comme la fibre musculaire est rarement régulier, et l'on ne doit pas chercher dans sa constitution optique des caractéristiques de symétrie que l'on ne trouve même pas dans sa constitution géométrique.

Nous retrouverons toutes ces irrégularités dans l'étude des sections transversales.

2° *Extinctions*. — Dans tous les cas que nous avons examinés (muscles de Vertébrés, de Crustacés, d'Insectes, divers muscles de Mollus-

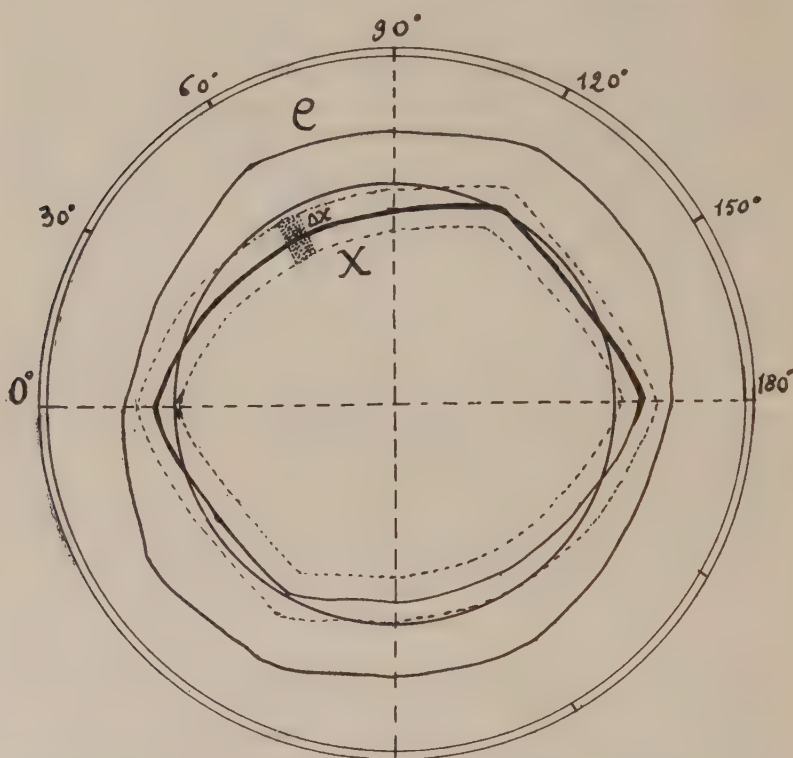


Fig. 47. — Variations corrélatives, dans les divers azimuts, de la biréfringence et de l'épaisseur d'une fibre striée du tibial de la Grenouille.

Comparer à la fig. 46.

e, courbe d'épaisseur; X, courbe de biréfringence. ΔX , zone des erreurs : on voit qu'il est presque possible d'inscrire un cercle dans cette zone.

ques, etc.) les extinctions sont sensiblement 0 et 90° par rapport à l'allongement de la fibre. Il est possible qu'une exception soit à faire dans certains cas très particuliers de fibres à fibrilles hélicoïdales, mais nous ne l'avons pas rencontrée jusqu'ici, même dans des muscles (manteau des Céphalopodes, divers adducteurs de Lamellibranches) qui sont signalés comme ayant des fibrilles de ce genre.

3° *Isogyres*. — (Courbes neutres) (1). En lumière fortement convergente et par les procédés classiques de Von Lasaulx (objectif fort, pas d'oculaire) ou de Bertrand (objectif fort, lentille de Bertrand, oculaire), on n'obtient que d'une façon assez exceptionnelle les aspects classiques des isogyres en croix d'une section principale d'uniaxe ou de biaxe : l'axe d'allongement de la fibre étant parallèle au plan principal d'un des nicols, la fibre est alors occupée par une croix noire assez floue dont la branche mince occupe longitudinalement à peu près le milieu de la fibre, et dont la branche large coupe transversalement la fibre au milieu du champ. Par une très légère rotation de la préparation, la croix se dissocie en deux hyperboloïdes noires qui gagnent les quadrants du champ vers lesquels se déplace l'axe d'allongement de la fibre (Pl. VII, VIII et IX).

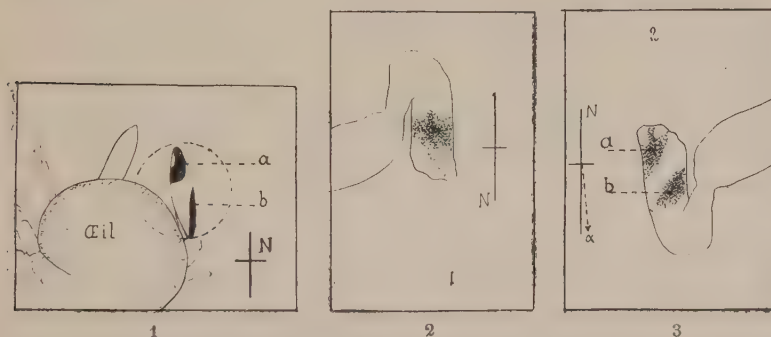


Fig. 48. — 1. Isogyres longitudinales d'un muscle d'appendice de *Mysis*, photographié en place sur l'animal vivant. *a*, *b*, les deux branches d'isogyres (l'une est franchement courbe). *Œil*, œil de la *Mysis*. *N*, Nicols. Cf. Pl. VIII.
2. 3. Isogyres à peu près régulières d'un fragment de fibre dissociée de Grenouille.
N, nicols. *a*, angle de rotation entre 2 et 3. Cf. Pl. IX.

1. Matériel employé : Grenouille (gastrocnémiens, muscles de la cuisse, mylohyoïdiens) ; Ecrevisse (muscles divers) ; *Mysis* (pattes et telson) ; Moule (adducteurs et rétracteurs pédieux) ; Oursin (muscles de la lanterne).

Cet aspect nécessite de la part de la fibre une grande régularité que l'on rencontre très rarement dans les dissociations et qu'il faut chercher sur l'animal vivant ; le meilleur matériel à ce point de vue est constitué par des muscles tels que ceux des pattes ou du telson de la Mysis que l'on peut observer par transparence sur le vivant, et où l'on voit d'assez belles isogyres (fig. 48). La réciproque n'est pas vraie, et des fibres paraissant très régulières sur le vivant ne montrent pas nécessairement l'aspect classique de la croix noire avec ses dislocations, aspect qui est évidemment exceptionnel ; le plus souvent, on ne voit qu'une seule isogyre, généralement *courbe*, balayant obliquement la fibre pendant la rotation de celle-ci à la manière de l'isogyre unique d'une cristal biaxe dont les axes et les bissectrices sont en dehors du champ.

Ces isogyres uniques, lorsqu'on les trouve sur des fibres ou des paquets de fibres assez larges pour qu'on puisse en suivre tout le développement, n'ont jamais ou presque jamais l'allure rectiligne et cette constance de parallélisme aux fils du réticule pendant la rotation que montreraient de telles figures dans le cas d'un uniaxe ; elles se déforment pendant la rotation et l'on peut n'avoir aucun doute sur leurs courbures et leurs variations par rapport aux fils du réticule. Il faut noter toutefois que dans beaucoup de cas les isogyres sont d'une interprétation malaisée, parce qu'elles sont souvent floues, ou bien que le fragment qu'on en voit est trop petit pour pouvoir être observé avec fruit.

Dans des dissociations on n'obtient en général que des isogyres compliquées et irrégulières, paraissant provenir en grande partie d'irrégularités géométriques des fibres dissociées, courbures, présence de ventres de contraction, plissements, etc. (1).

On observe quelquefois en outre, sur des dissociations, un aspect d'isogyres inverse de l'aspect classique : la zone obscure centrale se dissociant par rotation en deux bandes noires qui gagnent la périphérie du champ sur les bords de la fibre adjacente aux fils du réticule, c'est-à-dire en retard sur le déplacement de l'axe géométrique de la fibre. Il semble qu'il s'agisse encore là d'une irrégularité géométrique, probablement d'un point d'inflexion de la fibre.

Les isogyres ne sont pas également nettes pour toutes les épaisseurs

1. Il faut faire remarquer que certaines irrégularités des isogyres sont probablement dues à ce que la fibre est un cylindre et non une coupe plane : le problème est plus compliqué que dans le cas d'une section principale d'un minéral, puisqu'il peut s'y mêler des altérations dues à la réfraction par les surfaces courbes.

de muscles : leur maximum de netteté a lieu pour les fibres dont la teinte est comprise entre le gris et le jaune de premier ordre ; elles sont déjà très peu nettes pour des muscles donnant le jaune I (c'est-à-dire atteignant 0 mm. 8 environ d'épaisseur) et difficilement perceptibles pour des muscles donnant le rouge I. La chose n'a rien qui puisse étonner, et il s'agit d'un phénomène de dispersion des isogyres, d'autant plus probable que ces courbes, pour les valeurs limites où on les perçoit encore, ne sont déjà plus noires mais brunâtres et qu'alors la monochromatisation de la lumière incidente leur rend de la netteté. Je ferai remarquer tout ce qu'aurait d'usité une pareille dispersion de la surface des indices dans un vrai uniaxe : là encore, nous trouvons que la fibre est loin de répondre au schéma simple qu'on en a donné.

Quant aux isochromatiques, je n'ai jamais pu en obtenir de nettes sur des fibres dissociées : cela tient évidemment à leur trop faible biréfringence. Il faut se garder de prendre pour des isochromatiques des figures transversales symétriques que l'on obtient quelquefois dans les fibres striées, et qui sont tout simplement les spectres de diffraction produits par les stries.

4° *Signe*. — En lumière blanche tous les procédés (quartz teinte sensible, compensateur, mica $1/4$ d'onde) indiquent sans aucune ambiguïté que le système est positif. La réaction est absolument générale comme l'avait admis Engelmann, depuis le spironème du pédoncule des Vorticelles, jusqu'aux fibres des Vertébrés : les bissectrices aiguës sont toujours très voisines de l'allongement.

5° *Dispersion de la surface des indices*. — Nous avons vu plus haut en traitant des isogyres, qu'il y a probablement une dispersion de celles-ci : la surface des indices est donc dispersée. Cette dispersion peut-elle aller jusqu'à une inversion du signe ? Nous avons mesuré à tout hasard le signe de muscles d'Écrevisse pour trois régions du spectre, ce qui a été obtenu en interposant sur le faisceau lumineux incident la série d'écrans pseudo-monochromatiques de Montpillard (écrans à microphotographie) ; ces écrans donnent les transparences suivantes :

1° de l'extrême rouge à $\lambda = 540 \mu\mu$.

2° de $\lambda = 570$ à $\lambda = 510 \mu\mu$.

3° de $\lambda = 480$ à $\lambda = 440 \mu\mu$.

Pour ces trois régions, la méthode du compensateur nous a donné le signe + ; il n'y a donc pas d'inversion dans cet échantillon, sous les

réserves de la précision que l'on peut attendre des zones assez larges du spectre délimitées par ces écrans.

Nous avons indiqué plus haut, et nous n'y revenons pas, les contradictions qu'il pourrait y avoir entre cette dispersion de la surface des indices et les caractéristiques d'un uniaxe.

6° *Biréfringence*. — Comme on a pu le voir par les exemples donnés jusqu'ici, la biréfringence ($X = N_g - N_p$) est extrêmement variable d'une fibre à l'autre : il y a des différences d'un muscle à l'autre dans le même animal, entre deux muscles homologues de deux animaux différents de même espèce ; dans un même muscle, entre les différentes fibres suivant leurs états de relâchements ou de contraction ; et enfin une même fibre est capable de subir naturellement des variations importantes. Il n'est utile pour le moment que d'indiquer l'ordre de grandeur de cette biréfringence ; à titre d'exemple, je réunis ici les échantillons divers cités au cours de ce chapitre :

<i>Fibres striées.</i>	X
Fléchisseur entier d'une phalange, Grenouille	27.10 ⁻⁴
Fibre du fléchisseur d'une phalange, Grenouille	30
Fibre du tibial, Grenouille	21
Fibre du mylohyoïdien, Grenouille	29
Géniophyoïdien entier, Grenouille	13

<i>Fibres lisses.</i>	
Rétracteur antérieur du pied, Moule	18
» postérieur » »	14
Fibre d'adducteur postérieur, Moule	50
Vertical des compas, Oursin	8

En somme, d'une manière générale, la biréfringence musculaire est de l'ordre moyen de 1 ou 2.10⁻³ ; le muscle se range, au point de vue de ces valeurs, à côté de minéraux tels que l'apatite et la leucite.

B. — **Sections transversales.** — Nous n'avons pas jugé inutile de refaire les examens en sections transversales, malgré l'unanimité des auteurs sur leurs descriptions, du fait que ceux-ci n'ont jamais examiné des sections transversales de muscles frais, et que les traitements par l'alcool ou par d'autres réactifs sont peut-être capables de

modifier l'aspect de la section. En outre, l'étude des isogyres n'a jamais été faite.

Nous avons opéré simplement sur des coupes à main levée effectuées avec un bon rasoir, sur des gastrocnémiens frais de Grenouille; l'opération est sensiblement mal commode, le muscle étant mou, mais avec un peu d'habitude et en prenant la précaution de bien mouiller le rasoir avec de la solution physiologique de NaCl, on arrive assez bien à débiter de petits lambeaux de muscle suffisamment minces et à peu près transversaux. Les fragments de coupes sont examinés dans la solution physiologique.

1° *Examen en lumière parallèle.* — La coupe étant en général irrégulière, il est évident qu'il n'y aura que quelques fibres sur l'ensemble du muscle qui présenteront des sections vraiment transversales; on peut d'ailleurs diagnostiquer celles-ci sans trop de difficulté, en notant que les contours de leurs sections présentent le minimum d'excentricité, alors que les sections obliques ont l'aspect d'ellipses plus ou moins allongées.

Parmi ces sections à peu près transversales, on remarque en lumière parallèle que quelques-unes sont à *peu près* éteintes d'une manière constante pendant la rotation de la préparation, comme l'avait indiqué Brücke: d'autres par contre ne présentent que certaines régions restant à *peu près* complètement éteintes pendant la rotation, ces régions étant entourées d'autres qui subissent des variations pendant ce mouvement. La répartition de ces diverses régions paraît n'offrir aucune régularité; leur existence est évidemment en rapport avec la complexité de la surface des indices, qui n'est pas de révolution, et dans laquelle en outre aucune section ne peut être rigoureusement cyclique.

2° *Examen en lumière convergente, isogyres.* — Dans les sections obliques, on retrouve tant bien que mal des isogyres en branches d'hyperboles, parcourant la section pendant la rotation, avec plus ou moins d'irrégularité. Dans les sections sensiblement transversales, les isogyres sont beaucoup plus compliquées, et très loin en tout cas de représenter les types classiques de l'uniaxe ou de biaxe; leur caractère principal est encore ici l'irrégularité (1).

Il y a le plus souvent deux ou trois (parfois plus) systèmes de courbes irrégulières qui se déplacent à la fois sur la section et dont les

1. Il y a lieu de se demander si la coupe au rasoir ne produit pas des déformations accidentelles des fibres augmentant l'irrégularité des isogyres; cependant des muscles durcis et coupés à la celloïdine sont tout aussi irréguliers à ce point de vue.

divers groupes se fusionnent entre eux d'une manière indépendante les uns des autres pour certaines valeurs de la rotation, puis se séparent et s'éloignent dans diverses directions.

Assez souvent l'un de ces systèmes de courbes est un anneau fermé pouvant se concentrer en une tache que l'on voit s'isoler, diminuer et disparaître dans l'intérieur de la section de la fibre, sans gagner la périphérie du champ comme le ferait une branche d'isogyre habituelle.

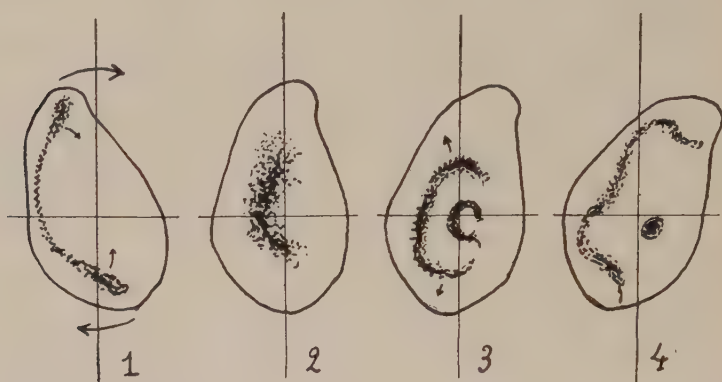


Fig. 49. — Schéma d'une section à peu près transversale d'une fibre musculaire (gastrocnémien de Grenouille) montrant la variation d'un cas d'isogyres.

Un exemple et des schémas feront mieux comprendre l'allure de ces phénomènes (fig. 49, 50 et Pl. X, XI); nous sommes évidemment très loin des hyperboles et des croix noires classiques

On peut à titre de curiosité chercher à reconstituer d'après les isogyres les lieux des directions des vibrations émergentes, ce qui revient à construire à l'inverse les skiodromes de la méthode de Becke (1). On

1. Les skiodromes (Becke) sont les projections orthogonales sur un plan des lieux géométriques des intersections, avec la surface d'une sphère, des normales aux ondes issues du centre de la sphère qui se propagent au même instant avec la même vitesse (isotaques). Ces isotaques sont constituées elles-mêmes par deux systèmes orthogonaux de courbes elliptiques dont la position est évidemment donnée par les éléments de symétrie optique du corps étudié; elles offrent la particularité que les tangentes à ces courbes en leurs points d'intersection représentent les directions des vibrations des ondes émergent de la sphère.

Tous les points pour lesquels la tangente en question se trouvera dans le

obtient des courbes assez irrégulières présentant des points d'inflexion variés. Il nous a paru inutile devant ces résultats d'établir des isotaques qui eussent été extrêmement compliqués (1).

Nous avons fait quelques essais de coupes sur des muscles lisses (rétracteurs de la trompe du Phascolosome) par la méthode classique à la celloidine; nous y avons également remarqué l'irrégularité des isogyres, sous la réserve de l'action des divers réactifs ayant servi à l'inclusion.



Fig. 50.— Isogyres transversales d'une fibre de Gastrocnémien de Grenouille.
Cf. Pl. XI.

Résumé. — Il résulte de l'examen sommaire que nous venons de faire des divers caractères des fibres musculaires entre nicols croisés, *que le fait de les considérer comme uniaxes n'est qu'une approximation*, et il

plan de polarisation de l'un des nicols croisés, ou, ce qui revient au même, tous les points, dans la projection plane orthogonale de ce système, pour lesquels les tangentes aux intersections des skiodromes seront parallèles à la section principale d'un des nicols croisés, ne transmettront pas de vibrations à l'oculaire et se projettent dans le champ du microscope sous forme d'une tache obscure : le lieu de ces taches obscures dans le champ constitue une isogyre.

On conçoit que l'on puisse, partant de la connaissance des ellipses de vitesse, construire des skiodromes et de là déduire les isogyres pour une orientation donnée de l'objet par rapport aux nicols; et inversement des isogyres remonter plus ou moins bien aux éléments de symétrie de l'objet.

1. La figure ci-jointe (fig. 51) donne *grosso modo* un schéma de l'allure qu'auraient les skiodromes dans le cas que nous avons représenté plus haut. On voit que ce système pourrait se concevoir comme une sorte de biaxe.

ne faut pas se dissimuler que cette approximation peut n'être pas toujours suffisante. La fibre est un complexe optique qui, en dehors de son signe positif sensiblement constant, a pour principal caractère *d'être irrégulier*; ce phénomène est certainement en rapport avec l'hétérogénéité de constitution de la fibre elle-même, et n'est qu'un cas particulier des propriétés si compliquées que présentent toujours les corps hétérogènes.

Étude expérimentale de la biréfringence musculaire

La nature de la biréfringence musculaire, comme on a pu le voir par l'histoire, a été envisagée de deux façons différentes dont on peut, en les dépouillant des détails par trop irrationnels que leurs divers auteurs y ont introduits, caractériser les fondements comme suit :

1^o Un groupe d'auteurs très nombreux et très importants, parmi lesquels il faut surtout citer Engelmann, Rollett, von Ebner, Ranvier, etc., fait de la biréfringence du muscle une *biréfringence accidentelle*, due à l'existence de tensions à l'intérieur de la fibre, tensions en rapport plus ou moins intime avec le phénomène de la contractilité.

2^o Un autre groupe (Brücke, Hermann, Nasse, et surtout Schipiloff et Danilewsky qui ont en quelque sorte « concrétisé » cette théorie) en fait une biréfringence naturelle. La fibre contiendrait à son intérieur une sorte de poussière de cristaux, des particules cristallines orientées dans certains azimuths.

Ces deux points de vue d'envisager la biréfringence musculaire ont des conséquences évidemment considérables vis-à-vis de la connaissance du mécanisme de la contractilité : dans la première hypothèse, la particule biréfringente élémentaire représenterait l'élément fondamental, support de la contractilité, et l'on devrait pouvoir arriver à la connaissance de la « force contractile » par l'étude des déformations optiques qu'elle produit. C'est certainement très séduisant. Dans la seconde hypothèse au contraire, la biréfringence ne serait plus dans la fibre qu'une sorte d'« épiphénomène » indépendant, n'ayant pas de rapport direct avec la fonction de contractilité. Elle perdrait évidemment un peu de son intérêt, en ce sens qu'elle reculerait le problème.

Il est extrêmement important cependant de faire remarquer que sous cette forme ces deux théories ne sont pas aussi opposées qu'elles en avaient l'air, et qu'il peut y avoir toutes sortes de transitions de l'une à l'autre. On sait en effet que la biréfringence accidentelle (Cotton et Mou-

ton, *C. R. Ac. Sc.*, 1910) tend de plus en plus à être considérée comme relevant de l'orientation parallèle de particules, molécules ou particules amicroscopique anisotropes préexistant dans le corps isotrope primitif; divers auteurs ont même appliqué cette conception aux cris-

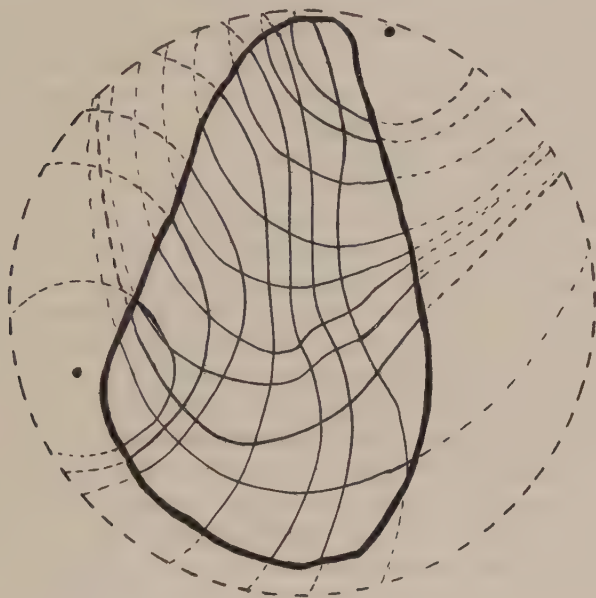


Fig. 51. — Schéma approximatif des lieux des directions des vibrations correspondant au cas de la figure 49. Les tangentes et les normales à ces courbes (skiodromes) représentent les directions des vibrations à l'émergence. Le schéma a été étendu à la sphère pour montrer les pôles des deux systèmes de courbes.

taux liquides de Lehmann, voire même aux cristaux solides (Cotton et Mouton, *loc. cit.*). On voit donc que les deux hypothèses sur la constitution du muscle ne sont pas extrêmement éloignées l'une de l'autre, et que la différence pourrait bien paraître un peu spéculative (1). Les

1. On voit que j'envisage ici seulement les causes fondamentales de la biréfringence dans les diverses théories sans prendre à la lettre les détails trop précis et trop théoriques du disdiacaste et de l'inotagme. Je rappelle que d'après Engelman le substratum de la biréfringence est formé de fibrilles constituées par des sortes de chapelets moléculaires de petits corpus-

« diaclastes » théoriques de Brücke sous les formes réelles qu'ont introduites Schipiloff et Danilewsky, ne peuvent différer des corpuscules anisotropes de Cotton et Mouton, par exemple que : 1° Peut-être par leur ordre de grandeur, d'ailleurs absolument hypothétique dans l'un et l'autre cas ; 2° Par le fait qu'ils peuvent constituer un élément d'un système à plusieurs phases, étant noyés au milieu d'autres substances sarcosplasmiques de propriétés différentes, dont les corpuscules amicroscopiques propres ne sont pas capables d'être orientés par les mêmes actions que les disdiaclastes. Mais ici encore il y a des transitions. Si un morceau de verre biréfringent par compression peut être considéré comme un système « monophasique » où les corpuscules orientés sont les molécules mêmes de la substance du verre, un colloïde biréfringent offre déjà un problème plus complexe puisque l'on sait que des deux « phases » élémentaires du système — granules ultramicroscopiques anisotropes et molécules du liquide intergranulaire — c'est probablement la première seule qui intervient dans le phénomène. Il n'est pas impossible enfin qu'il y ait des cas où les deux phases puissent contribuer à la fois à des degrés divers à la biréfringence totale, comme cela se produit dans certains caoutchoucs à élasticités complexes.

On voit donc que le problème de la biréfringence musculaire est beaucoup plus délicat qu'il n'en a l'air, et les transitions insensibles entre les deux phénomènes laissent difficilement place à des démonstrations rigoureuses : celles-ci n'auraient évidemment de valeur que si elles s'appliquaient à une comparaison de deux systèmes situés aux deux bouts de la série que nous venons de considérer. En dehors de ce cas, elles ne pourraient être que spécieuses et incertaines. En présence de ces considérations, il me semble que tout l'intérêt d'une étude de la biréfringence musculaire doit tendre à mettre en évidence l'ordre de grandeur et la nature des éléments biréfringents, leur degré de dépendance vis-à-vis des variations globales du système et la simplicité ou la multiplicité des phases en présence. Hors de l'étude de ces caractères, je crois que la discussion risquerait, dans l'état actuel de nos connaissances sur les biréfringences accidentelles, de rester dans le domaine incertain des spécieuses éventualités théoriques qui consti-

cules (inotagmes) déformables, capables de se gonfler et eux-mêmes biréfringents par tension. Etant donné que nous ne connaissons pas encore l'état de la substance biréfringente, c'est compliquer inutilement les choses que de vouloir lui donner une représentation trop précise. Libre au lecteur d'appliquer à chaque inotagme le raisonnement que nous appliquons à la substance biréfringente totale.

tuent les annexes irrationnelles des diverses théories musculaires envisagées précédemment.

L'étude de la biréfringence musculaire et de ses variations peut être divisée en plusieurs parties.

1^o *Variations d'intensité de la biréfringence.* — On peut chercher à suivre la variation de la valeur de la biréfringence ($\Delta X = \Delta (N_g - N_p)$) sous diverses influences.

2^o *Variations des caractères optiques.* — Les variations d'intensité de la biréfringence sont en rapport avec des variations de diverses propriétés optiques : c'est ainsi par exemple que l'angle des axes d'un biaxe peut être modifié par la traction, qu'un uniaxe peut devenir biaxe suivant certaines influences, etc.

Quant aux agents produisant ces diverses modifications, ce sont :

1^o Agents physiques : déformations mécaniques, tension, pression ; variations thermiques ;

2^o Agents chimiques : action des divers réactifs ;

3^o Variations naturelles, la contraction ; nous laisserons ce point de côté.

Technique. — La mesure de la biréfringence revient, comme l'on sait, à mesurer une différence de marches d et une épaisseur e : c'est en effet une « différence de marches spécifique », ramenée à l'unité d'épaisseur de la substance considérée.

1^o *Mesure de d .* — Le retard introduit par l'objet entre les deux vibrations qui le parcourent aboutissant en lumière blanche à la formation d'une teinte de polarisation, dont la position dans l'échelle chromatique de Newton est une fonction connue de la différence de marches, toute la mesure revient à situer plus ou moins exactement la teinte de l'objet dans l'échelle.

a) Le repérage peut être fait approximativement par simple estimation, soit directe (1), soit par l'intermédiaire d'un compensateur de quartz en biseau, au moyen duquel on annule la teinte de l'objet et sur lequel on observe ensuite, l'objet enlevé, la position de la teinte compensée dans la série des teintes du biseau. La biréfringence peut alors s'évaluer (l'épaisseur mesurée) au moyen de l'abaque bien connue de Michel-Lévy.

Ce procédé est très suffisant lorsqu'on opère dans de fortes biréfringences, ou dans des systèmes à fortes variations : l'estimation de la

1. Avec interposition d'un quartz teinte sensible en cas de besoin bien entendu.

teinte est à une centaine de $\mu\mu$ près, et, si l'objet à un intervalle de variations de **300** à **400** $\mu\mu$, on voit que l'erreur sur la teinte pourra être supérieure à 30 0/0.

b) Un procédé beaucoup plus précis est basé sur l'emploi du *comparateur* de Michel-Lévy. Je rappelle que c'est un appareil de polarisation accessoire (fig. 52), placé latéralement à un oculaire (comme une chambre claire) et composé de deux nicols croisés et d'un biseau de quartz pouvant être déplacé perpendiculairement à l'axe de ceux-ci. Cet appareil latéral envoie dans la portion périphérique du champ de l'oculaire, au

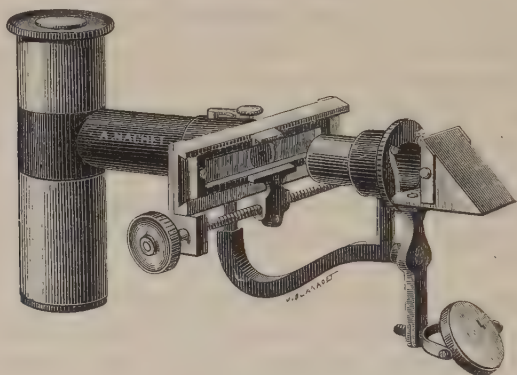


Fig. 52. — Comparateur de Michel-Lévy (cliché de la Maison Nachet).

moyen d'un prisme à réflexion totale, la teinte du biseau de quartz ; on peut faire varier celle-ci en déplaçant le biseau au moyen d'une vis devant une échelle divisée où l'on repère le déplacement. Tout ce système est éclairé par un miroir latéral. L'œil de l'observateur compare, dans le champ de l'oculaire, la teinte de l'objet (1) à celle du faisceau latéral ayant traversé le biseau ; la mesure consiste à amener les deux teintes à égalité en déplaçant le biseau de quartz, après étalonnage préalable, bien entendu, de la graduation de celui-ci en longueur d'onde. Nous avons pu faire quelques essais avec un comparateur que M. le Professeur Michel-Lévy a eu la grande amabilité de nous prêter. Malheureusement, avec les fibres musculaires qui sont absorbantes et dispersives, l'égalité de teinte ne peut jamais être obtenue avec le biseau de

1. Le faisceau axial du microscope traverse en effet le prisme à réflexion totale au moyen d'un petit cylindre de verre collé au milieu de la face inclinée du prisme, et offrant une section droite normale aux rayons axiaux.

quartz, et il faut estimer un minimum de différences de teintes, ce qui laisse une assez large zone d'indécision. Il est facile de tourner la difficulté en employant de la lumière monochromatique, et en cherchant la coïncidence des franges obscures. L'instrument serait alors extrêmement précis, mais des difficultés d'un autre ordre se présentent relatives à la mesure des épaisseurs par les procédés que nous indiquons plus loin : le champ oculaire est extrêmement petit, et il est impossible d'y loger un micromètre, de sorte qu'à chaque mesure d'épaisseur il serait nécessaire d'enlever le comparateur pour le remplacer par un micromètre oculaire : manœuvre longue et sujette à des dérèglages inévitables.

3° A cause de cet inconvénient, nous avons dû renoncer au comparateur et prendre un procédé s'adaptant mieux à notre but spécial. Nous avons employé le procédé de compensation par un biseau de quartz croisé avec l'objet, procédé dont nous avons accru la sensibilité en réperant les déplacements du biseau sur une échelle graduée : en lumière monochromatique (pour éviter la dispersion) et en prenant soin de repérer très exactement le point de la fibre où l'on fait la mesure, on pourrait mesurer une teinte à moins de $30\ \mu\mu$ près, précision qui est même inutile dans la plupart des cas ; un paquet de fibres musculaires n'est jamais en effet homogène au point de vue des teintes et l'extinction n'est pas toujours simultanée pour deux points très voisins dans le paquet, de sorte que l'on n'obtient jamais qu'une sorte de moyenne : et on ne peut que réduire la zone d'imprécision en réperant très exactement comme nous le disions plus haut, un point déterminé du paquet, que l'on suit pendant toutes les variations ; ce repérage se fait assez facilement en semant sur le paquet de fibres quelques parcelles de poussière de charbon qui collent au muscle, et au moyen desquelles on peut se retrouver assez aisément dans la topographie du faisceau. Avec un tel système la teinte d'un point donné peut être obtenue à une cinquantaine de $\mu\mu$ près.

Voici les détails du dispositif de ce *compensateur gradué* (1) (Pl. XIII) :

a) *Biseau*. — Le biseau de quartz est du type des biseaux compensateurs ordinaires : c'est un dièdre dont le plan bissecteur contient l'axe du quartz, cet axe étant à 45° de l'allongement du biseau. Du fait des relations de ce biseau avec une graduation, deux conditions sont indiquées comme très avantageuses : il y a intérêt à diminuer autant que possible l'angle du sommet du biseau, de façon à ne pas exiger une finesse incommode de la graduation ; en outre, le biseau doit présenter

1. Construit par la maison Nachet (Paris).

une échelle de teinte suffisamment complète jusqu'au début du III^e ordre, pour que l'on puisse faire sans difficulté l'étalonnage de la graduation en utilisant par exemple les violets de II^e et III^e ordre (1).

b) *Monture*. — Le biseau en question se déplace, au moyen d'un cadre formant tiroir, dans une glissière métallique; le déplacement s'effectue sous l'action d'une crémaillère très douce, et le repérage est fait au moyen d'un index qui suit une graduation placée sur les bords de la glissière.

Tout ce système se dispose, perpendiculairement à l'axe du microscope, au-dessus du porte-objectif, dans l'espace libre que les microscopes polarisant du type Nachet présentent entre ce porte-objectif et le tube. Le raccord se fait au moyen d'une douille s'engageant dans le porte-objectif, et d'une vis d'arrêt. La douille porte, au-dessous de la glissière, un tiroir perpendiculaire à l'allongement de cette glissière, et dans lequel on peut engager un second quartz. Celui-ci est une lame parallèle teinte sensible, donnant le violet de II^e ordre; il est destiné à augmenter en cas de besoin l'étendue de l'échelle des teintes observables avec le compensateur: si on croise ce nouveau quartz avec le compensateur, on obtient (2) le rétablissement complet du premier ordre, fort utile dans certains cas, et en général incomplet dans les biseaux; si on superpose les axes des deux quartz, l'échelle monte au moins jusqu'à la fin du III^e ordre. Les limites d'expérimentation sont donc très écartées (3).

1. Je n'insiste pas sur cet étalonnage qui se comprend facilement: si a est la division de la graduation correspondant au passage, au centre du champ microscopique, du violet II par exemple (différence de marche $575 \mu\mu$), b celle du passage du violet III (1150) une division de la graduation vaudra évidemment $\left(\frac{1150 - 575}{b - a} \right)$: la position du zéro de la graduation se trouvera facilement en extrapolant vers le début du premier ordre.

2. Comme dans le biquartz de Wright, ou même dans le compensateur de Babinet.

3. Le calcul des valeurs réelles de la teinte de l'objet se fait très simplement; on sait que les différences de marche des deux systèmes croisés se retranchent, celles des deux systèmes concordants s'ajoutent, de sorte que si a est la différence de marches du compensateur, b celle du quartz supplémentaire, x celle de l'objet, on a dans les trois combinaisons possibles:

1^o Compensateur et quartz croisés, axe de l'objet parallèle à celui du compensateur:

$$x + a - b = 0.$$

d'où:

$$x = b - a.$$

Le gros avantage de ce compensateur gradué est, à notre point de vue spécial, de permettre l'emploi simultané d'un oculaire micrométrique, qui ne serait guère possible avec un compensateur de Babinet par exemple.

2° *Mesures d'épaisseur.* — Les mesures d'épaisseurs par le procédé usuel de la vis micrométrique du microscope donnent des résultats assez défectueux : il est à peu près impossible de mesurer l'épaisseur d'un corps qui ne repose pas sur un plan, une fibre musculaire dans l'espace par exemple, comme nous aurons l'occasion de le faire pour les expériences de traction.

De plus, pour les mesures de variations d'épaisseur, les résultats sont aussi défectueux : le corps du microscope n'étant en général solidaire de la vis que par l'intermédiaire de cames et de ressorts, il y a des « temps perdus » absolument irréguliers : on est obligé d'opérer par moyennes en faisant fonctionner la vis dans les deux sens ; malgré tout, l'accommodation de l'œil laisse encore une large zone d'indécision, où des variations importantes d'épaisseur sont absolument noyées, surtout si l'on opère (comme on est obligé de le faire dans notre cas où l'objet est supporté par des appareils compliqués) avec des objectifs assez faibles.

A vrai dire, dans quelques-uns des cas d'études de variations, les variations de e se trouvent être très faibles par rapport à celles de X , et on peut les négliger dans l'étude du sens de la variation ; mais une telle approximation est insuffisante dans beaucoup d'expériences où l'on a besoin de connaître la valeur même de la biréfringence.

Le seul procédé vraiment pratique et rapide pour faire une mesure d'épaisseur sur une préparation est celui qu'avait indiqué autrefois Mallard : faire subir à la préparation une rotation de 90° perpendiculairement à l'axe du microscope, de façon à ce qu'elle se présente par la « tranche » dans le champ ; la mesure d'épaisseur devient alors une simple mesure de longueur que l'on peut effectuer facilement avec un micromètre oculaire.

2° Compensateur et quartz croisés, axe de l'objet parallèle au quartz :

$$x + b - a = 0.$$

d'où :

$$x = a - b.$$

3° Compensateur et quartz parallèles, croisés sur l'objet :

$$x - b - a = 0.$$

d'où :

$$x = a + b.$$

Nous avons fait construire à cet effet par la maison Nachet une platine théodolite, inspirée par celles de M. de Fédorow pour l'étude des minéraux, et qui permet de faire sur le même endroit d'une préparation la mesure de teinte, et, par rotation de 90° , la mesure d'épaisseur. Cette platine porte en outre un dispositif spécial permettant de produire les biréfringences accidentelles par traction et de les soumettre au même genre de mesures.

Cette platine (pl. XIII) se compose essentiellement d'un dièdre droit en verre, pouvant tourner sur pivots autour d'un axe parallèle à son arête et situé dans son plan bissecteur. La rotation est limitée à 90° par deux taquets, l'une ou l'autre des faces du dièdre étant horizontale au moment de l'arrêt limite.

L'élément que l'on veut examiner, par exemple une fibre musculaire dissociée, est placé sur un fragment de lamelle, et on élimine bien entendu de son voisinage tous les débris de dissociation qui risqueraient de le masquer après le basculement; le fragment de lamelle en question est déposé sur le côté interne d'une des faces du dièdre, où on le fait adhérer par capillarité au moyen d'une trace de liquide, et on oriente cette lamelle de façon à ce que la fibre soit sensiblement parallèle à l'axe de rotation (cette orientation ainsi que les repérages est facilitée par la présence à la surface du dièdre, de traits gravés marquant des traces de sections droites, et notés de numéros correspondants d'une face à l'autre).

La technique de la mesure elle-même se comprend facilement: on examine une première fois la préparation perpendiculairement à la lamelle, on prend sa teinte δ par une des méthodes décrites précédemment; puis on bascule la platine, la lamelle devenant verticale, on repère le point précédemment observé et on mesure son épaisseur e au micromètre oculaire. Dans le cas où il y a intérêt à prendre la biréfringence dans les deux positions rectangulaires, on mesure dans la première position δ_1 et e_1 , dans la seconde δ_2 et e_2 , et on a les deux valeurs:

$$X_1 = \frac{\delta_1}{e_1} \quad X_2 = \frac{\delta_2}{e_2} .$$

Le système annexe pour la biréfringence accidentelle par traction se compose de deux pinces à serrage destinées à tenir les deux bouts de l'objet, et dont l'une est montée sur une tige filetée à pas fin permettant de faire varier son élongation au moyen d'un écrou. Ces deux pinces sont situées sur l'axe de rotation du dièdre de la platine, et l'élongation de la pince mobile se produit suivant l'axe, de sorte que l'objet est déformé sur cette direction.

Les deux pinces sont normalement solidaires du dièdre, de façon à ce que le basculement de la platine fasse accomplir à tout ce système une rotation de 90° , sans changer les rapports relatifs de ses différentes parties. Une échelle divisée logée sur la tige de la pince mobile permet de connaître à chaque instant son élongation.

La pince fixe peut être libérée de sa liaison avec le reste du dièdre (liaison qui est une vis de serrage) et effectuer un mouvement de rotation autour de son axe : ce mouvement peut servir à rectifier la position de la pièce et à lui éviter une torsion accidentelle (1).

Deux pinces-rallonges peuvent être raccordées aux pinces précédentes et facilitent quelquefois la mise en place de l'objet.

La manœuvre de ce système se conçoit facilement : l'objet étant dans une élongation donnée (lue sur la pince mobile) on mesure la teinte et l'épaisseur dans deux positions rectangulaires comme dans le cas précédent. On maintient, si besoin est, la pièce humide en déposant au pinceau sur les pinces, de temps en temps, des traces de liquides (2).

1. Cette pince libérable peut également être utilisée pour faire accomplir à une préparation une rotation quelconque entre 0 et 180° : il suffit de maintenir entre les mors de la pince le support de la préparation. C'est ainsi qu'ont été effectuées les mesures indiquées plus haut sur la surface des indices des muscles. Une précaution indispensable est à prendre ici : la préparation ne peut pas être déposée sur un fragment de lamelle, qui pourrait introduire, dans certains azimuths, des aberrations par réfraction : il importe que la portion de la fibre sur laquelle doit porter la mesure soit libre dans l'espace ; on y arrive très facilement en soutenant la fibre sur un petit cadre incomplet (à 3 côtés) en fil métallique ou simplement en carton, support que l'on retient par la pince, en ayant soin que le côté du cadre parallèle à la fibre ait une position telle qu'il ne masque pas celle-ci dans un des azimuths importants.

2. Calcul de l'erreur pouvant être effectuée au moyen de la platine théodolite si, par un défaut de centrage, la rotation de la pièce ne s'effectue pas parallèlement à son axe ; en d'autres termes si l'axe de la pièce après la rotation de 90° de celle-ci n'est plus parallèle à sa position primitive (fig. 53). Dans ce cas l'épaisseur mesurée de la pièce sera ϵ , alors que l'épaisseur effective traversée par les rayons lumineux sera $E > \epsilon$. Si α est l'angle d'erreur de centrage dont le système a dévié par rapport à sa position primitive, on a :

$$E = \frac{\epsilon}{\cos \alpha} ;$$

d'autre part :

$$\frac{AB}{BC} = \frac{BC}{E} ,$$

or :

$$BC = \epsilon \operatorname{tg} \alpha ,$$

3^o *Micromètre oculaire.* — Quant à la mesure d'épaisseur e elle-même, on l'opère, comme nous l'avons dit, au micromètre oculaire. Il existe de ces instruments un grand nombre de formes, plus ou moins compliquées et plus ou moins précises. Celui que nous avons utilisé est notre « micromètre à vernier intérieur » déjà décrit antérieurement (Vlès 1909) et construit par la maison Nacet.

On sait que les micromètres oculaires à microscope employés actuellement se ramènent à deux types, l'un dans lequel le plan focal de l'oculaire contient une échelle divisée fixe : l'autre dans lequel ce plan focal est parcouru par un index ou un réticule mobiles, en relation eux-mêmes avec des échelles ou un tambour gradués placés à l'extérieur de l'appareil. Le premier sys-

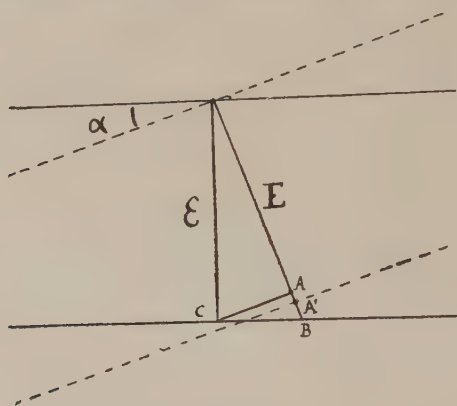


Fig. 53.

d'où :

$$AB = \frac{\varepsilon^2 \operatorname{tg}^2 \alpha}{E}$$

et en confondant AB avec A'B, l'erreur relative : $\frac{A'B}{e} = \frac{\varepsilon \operatorname{tg}^2 \alpha}{E} = \sin \alpha \operatorname{tg} \alpha$ en remplaçant E par sa valeur.

Comme α est nécessairement petit, on peut écrire que l'erreur relative dans l'épaisseur traversée par les rayons lumineux est :

$$\Delta \varepsilon = \frac{AB}{\varepsilon} = \sin^2 \alpha.$$

on a :

$$\sin \alpha = 0,03.$$

$$\sin^2 \alpha = 0,0009.$$

$$\Delta \varepsilon = \frac{9}{10.000} = \frac{1}{1.000} \text{ environ.}$$

tème, suffisant pour des mesures approximatives, expose à des erreurs absolues assez considérables dès que la mesure doit comporter des fractions d'une division de l'échelle. Le second système, évidemment très précis, exige pour cette précision une perfection mécanique remarquable, de telle sorte que soient rendus négligeables les temps perdus des vis et autres pièces mobiles. Ce sont en conséquence des instruments délicats et fort chers. En outre, la nécessité qu'il y a, avec ceux-ci, de quitter l'examen du champ oculaire pour faire les lectures expose à une perte de temps souvent préjudiciable.

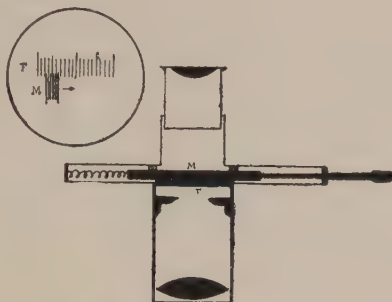


Fig. 54. — Micromètre oculaire à vernier intérieur.

F, division fixe ; M, division du vernier mobile.

En bas, coupe schématique ; en haut, aspect du champ.

Le « micromètre oculaire à vernier intérieur » (fig. 54) dont nous parlons est un oculaire possédant dans son plan focal une échelle divisée sur lame de verre, comme les oculaires micrométriques ordinaires. Au contact de cette échelle, et également dans le champ oculaire, se déplace un vernier au 10^e gravé sur la face inférieure d'une autre lame de verre qui glisse sur celle de l'échelle fixe. Une simple glissière métallique, une vis de poussée et un ressort de rappel suffisent pour mouvoir le vernier. La marche de la mesure se conçoit facilement. La lecture se faisant directement dans le champ, il n'y a plus de précautions spéciales à prendre à propos des erreurs de vis, ressorts ou charriots, telles qu'elles sont nécessaires pour les oculaires à échelles externes : il s'ensuit une grande simplification de construction. Enfin la mesure se fait rapidement sans que l'œil quitte l'oculaire, et il est possible en cas de besoin de dicter ses lectures à un aide sans abandonner un seul instant l'observation d'un phénomène fugitif.

I. Variations de la biréfringence par déformation mécanique

Le procédé qui consiste à placer la fibre dans un champ de forces mécaniques de façon à déformer sa biréfringence propre sous l'action du champ, est un de ceux qui viennent les premiers à l'esprit lorsqu'on songe à étudier la biréfringence musculaire. Malheureusement, cette méthode, si elle paraît simple *a priori*, offre des difficultés et des causes d'erreurs expérimentales qui la rendent extrêmement délicat.

Je rappelle que Hermann (1880), tendant un muscle sous une épaisseur constante (entre deux lames de verre) avait cru observer que la teinte ne changeait sensiblement pas avec la tension, et avait conclu que la tension est sans influence sur les constantes optiques des tissus anisotropes du muscle.

Von Ebner (1882) arrive à un résultat différent dans des recherches plus étendues.

Pour des muscles lisses (intestin de Grenouille et de Salamandre) il observe une augmentation très nette de la biréfringence avec la traction. Pour des fibres striées, les phénomènes sont plus compliqués : il y a tantôt un renforcement de la biréfringence par la traction (hyoglosse, génioglosse de la Grenouille) tantôt aucune modification des constantes optiques (gastrocnémien de la Grenouille) ; von Ebner explique ce dernier phénomène par une compensation entre les diverses stries, isotropes et anisotropes, des fibrilles.

Malheureusement ces expériences sont composées chacune d'un trop petit nombre de valeurs et il est parfois assez délicat de définir nettement avec elles une courbe de variations. A titre d'exemple voici trois valeurs d'une expérience :

Longueur du muscle	Teinte
—	—
27 mm.	Orange II.
34 »	Jaune vert II.
36 »	Jaune.

Engelmann dans son dernier travail (1907) admet les conclusions de von Ebner et considère comme démontré que « wie die verkürzende kraft des Muskels nimmt auch die kraft des Doppelbrechung mit der Belastung (Dehnung) innerhalb gewisser grenzen zu ».

1° *Indications expérimentales.* — Nous avons étudié au point de vue de la traction d'assez nombreux échantillons d'une dizaine de sortes de muscles, striés ou lisses (Grenouille, Moule, Oursin) et comparativement, des fils de caoutchouc et de quelques autres colloïdes (collodion, gélatine).

Dans presque toutes nos opérations, les muscles ont été prélevés avec leurs pièces d'insertion (épiphyses osseuses, fragments de test, de coquille, etc.) ; ces pièces d'insertion ont été elles-mêmes fixées dans les pinces de la platine théodolite, et c'est par leur intermédiaire que la traction s'est effectuée : nous avons donc réduit de ce fait au minimum les perturbations locales, rétractions irrégulières de fibres, etc. Les muscles une fois fixés sur la platine, nous les avons délicatement « dégrossis » de façon à n'en garder qu'un petit faisceau de fibres, où les hétérogénéités inévitables dans un gros muscle se trouvent être également considérablement réduites. Les deux bouts du faisceau étaient en contact avec deux mèches de coton imbibées d'eau de mer ou de solution physiologique, y maintenant l'humidité nécessaire : les paquets de fibres se conservaient frais et mous jusqu'à la fin de l'opération.

Il est de toute nécessité de ne pas se contenter d'examiner la biréfringence dans un azimuth autour de l'allongement du muscle ; la chose se conçoit facilement d'après ce que nous avons établi plus haut sur les dissymétries optiques que présente ce matériel. Nos mesures ont été faites simultanément dans deux azimuths à 90°, au moyen de la platine théodolite : nous avons donc pour chaque stade de l'élongation du faisceau de fibres, deux valeurs de biréfringence. Nous avons été amenés à introduire une troisième caractéristique dont on comprendra facilement l'importance : dans un système aussi hétérogène qu'un muscle, il se peut que, du fait de la traction, se produisent des déformations transversales (torsions, déplacements ou glissements des substances biréfringentes) telles que les biréfringences dans les deux azimuths rectangulaires subissent des variations compensatrices, l'une augmentant d'une quantité équivalente à celle dont l'autre baisse ; et que tout se passe comme si la surface des indices *tournait* dans le muscle autour de l'axe d'allongement du muscle sans modifier cependant ses caractéristiques d'excentricité : malgré les variations de nos deux valeurs rectangulaires, la biréfringence réelle du muscle n'aura pas subi dans cette opération de variations importantes. Le moyen le plus simple de se rendre compte de ce phénomène est d'observer le produit des deux biréfringences : si ces deux valeurs effectuent des variations compensatrices, leur produit reste constant. Nous donnerons, dans tous les tableaux suivants, ce produit sous le nom de *biréfringence effective* :

l'étude de cette caractéristique est quelquefois beaucoup plus instructive que l'examen séparé des deux biréfringences rectangulaires

2^o *Résultats.* — En premier abord, les résultats des diverses expériences paraissent contradictoires et irréguliers. On reconnaît assez vite que ces aspects tiennent à ce qu'il existe dans la déformation optique d'un faisceau de fibres musculaires trois périodes principales, dont une ou deux peuvent manquer dans certains échantillons : Ces trois périodes sont la période de *simple extension*, la période d'*étirement réel*, la période des *ruptures partielles* (fig. 55).

a) *Période d'extension.* — Un muscle que l'on a prélevé avec toutes les précautions possibles sur un animal frais, se trouve généralement, au moment où on le place sur la platine théodolite, *avoir une longueur*

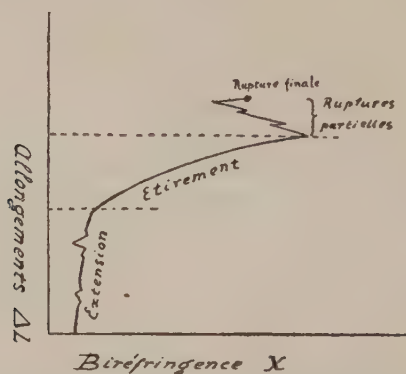


Fig. 55. — Schéma des variations de la biréfringence musculaire avec la traction. Comparer à la fig. 62.

inférieure à celle qu'il avait, au repos, en place dans l'animal : le phénomène est imputable, non seulement à la tonicité du muscle, mais à des contractions qui interviennent inévitablement au moment du prélèvement. De sorte que le début de l'opération de traction va consister simplement à ramener ce muscle à sa longueur normale ; il est très facile de se rendre compte de la valeur de cette période en prenant la précaution de mesurer la longueur du muscle *in situ* avant son prélèvement, puis en place sur la platine, et en calculant à quelle valeur de l'élongation correspond dans l'opération de tension le moment où le muscle passe par sa longueur *in situ*.

Cette première période est assez peu régulière : les biréfringences rec-

tangulaires ont des variations saccadées, oscillant plus ou moins autour de positions moyennes soit à peu près constantes, soit décroissantes, soit — et c'est le cas le plus général — croissant légèrement; la biréfringence effective croît le plus souvent. Parfois on remarque à des points quelconques de la courbe de ces régions des chutes assez brusques de biréfringence. J'attribuerai ces chutes et ces irrégularités à des secousses de contraction qui, dans ces muscles encore tout frais et très excitables, modifient localement la biréfringence; mais comme nous l'avons dit, l'allure générale est ascendante; l'extension qui correspond à un relâchement physiologique forcé du muscle fait monter la biréfringence. Cela est conforme à ce qu'admettaient von Ebner et Engelmann pour le relâchement physiologique: « Bei der physiologischen Kontraktion der Muskeln findet wie eine Abnahme verkürzenden kraft so auch eine Abnahme des Doppelbrechungsvermögens statt. » « Bei der Erschlaffung treten die entgegengesetzten Änderungen ein. » (Engelmann 1907).

b) *Période d'étirement.* — Le muscle qui, la période précédente achevée, commence à être tendu *au delà* de sa longueur normale *in situ* offre une variation beaucoup plus régulière que la précédente, et croissant en général beaucoup plus rapidement: il semble s'agir d'un phénomène tout à fait différent, ce qui se conçoit facilement puisque les divers colloïdes de la fibre se trouvent alors soumis à des élongations ne correspondant plus par leur ordre de grandeur à celles qu'ils peuvent rencontrer dans les conditions physiologiques usuelles.

Le phénomène est un véritable étirement, non comparable au relâchement forcé du cas précédent.

c) *Période des ruptures partielles.* — L'élongation du faisceau de fibres continuant, on constate que la courbe devient brusquement irrégulière et que la biréfringence moyenne tend à baisser. Un examen attentif du paquet de fibres montre que cette période débute avec des phénomènes de rupture des fibres. Seulement la limite d'élasticité n'est pas atteinte en même temps par tous les éléments du paquet de fibres, de sorte que la rupture ne porte pas sur l'ensemble du paquet: *elle est partielle*, et l'on voit les fibres se rompre les unes après les autres.

On constate que les fibres rompues se rétractent le long des fibres non rompues et que ces rétractions correspondent aux sautes irrégulières de biréfringence: or, comme nous le verrons plus loin, la biréfringence d'une fibre que l'on cesse de tendre baisse, en même temps que l'épaisseur croît; les biréfringences et les épaisseurs observées sur le faisceau total n'ont alors plus de sens vis-à-vis des relations avec la tension, et tout se passe comme si l'on se trouvait en présence d'erreurs systéma-

tiques sur les valeurs réelles des quelques fibres subissant encore l'élongation sans se rompre. La biréfringence baisse irrégulièrement, et de plus en plus, et souvent jusqu'à des valeurs inférieures aux biréfringences initiales, ce qui est assez curieux, mais dont l'explication me paraît être dans le mode de rupture des fibres : elles sont quelquefois fragmentées dans leur sarcolemme intact, de sorte que la mesure d'épaisseur peut porter sur des systèmes où il n'existe plus du tout de substance biréfringente, et où il y a par conséquent encore erreur systématique.

Si l'on continue, à titre de curiosité, l'élongation du faisceau où se produisent les ruptures partielles, on finit quelquefois par constater un phénomène intéressant : la biréfringence se relève et remonte assez brusquement. Ce phénomène arrive en général tout près de la rupture finale, et s'explique assez facilement : on constate qu'à ce moment il ne reste qu'un tout petit nombre de fibres, parfois même une seule subissant la traction, et portant comme un manchon tout le faisceau des fibres rompues rétractées autour d'elles ; ce manchon est arrivé à un état de repos dans sa rétraction, qui est totale, et il se comporte alors comme une constante dans la variation : la variation que l'on mesure alors est la variation unique de la fibre restante, dont la biréfringence continue à croître comme elle le faisait à la période d'étirement. En somme cette période des ruptures partielles doit son irrégularité à l'état hétérogène du faisceau et elle n'existerait évidemment pas pour une fibre unique : pour celle-ci on peut admettre *que la biréfringence croît d'une manière continue depuis le début de l'étirement jusqu'à la rupture.*

En résumé, les trois périodes se comportent comme suit :

- a) *Période d'extension* : Irrégulière, la biréfringence croît souvent un peu.
- b) *Période d'étirement* : Régulière, la biréfringence croît fortement.
- c) *Période de ruptures partielles* : Irrégulière du fait que les mesures n'ont plus de sens précis.

Comme nous l'avons dit plus haut, ces trois périodes ne se rencontrent pas dans tous les échantillons ; je passe, bien entendu, les muscles qui *par hasard* ne se sont pas rétractés au moment du prélèvement, et pour lesquels la période d'extension n'a pas d'existence ; phénomène que l'on peut prévoir sans difficulté si l'on a pris soin de mesurer le muscle *in situ*.

Mais il faut signaler que certains échantillons *ne montrent pas de période d'étirement* : les ruptures partielles apparaissent immédiatement après l'extension, ou même pour une extension *inférieure* à la longueur

in situ : il y a des cas où la rupture finale est produite bien au-dessous de cette longueur *in situ*.

Il semble que le procédé d'attache du muscle ne doive pas être incriminé dans ces ruptures. J'ai eu soin le plus souvent possible de conserver les pièces solides d'insertions des muscles et j'ai pris garde de ne pas leur donner des inclinaisons anormales sur la direction du muscle. J'attribuerai plutôt le phénomène, sans toutefois pouvoir en donner de démonstration, à des contractions irrégulières du faisceau, à une réaction active du muscle contre la traction.

On trouvera plus loin le protocole et les courbes de quelques expériences. Avant de les donner, je fournirai quelques indications sur trois propriétés importantes dont on trouvera aussi des exemples dans ces expériences.

1° *Viscosité*. — Le muscle à qui l'on vient de faire subir une élongation donnée n'atteint pas immédiatement la valeur de biréfringence correspondant à cette élongation, ou, ce qui revient au même, la biréfringence continue à monter après la fin d'un accroissement d'élongation. Ce phénomène se produit même si on a relâché le faisceau de fibres d'une longueur correspondant à l'accroissement de l'élongation qu'il a subi, c'est-à-dire si cet accroissement n'était que *momentané*.

Quant à l'ordre de grandeur du temps nécessaire pour atteindre la position d'équilibre, il semble qu'il soit de l'ordre de la minute, ou inférieure à la minute.

2° *Relaxation*. — Inversement, un muscle qui est resté tendu un certain temps à une certaine élongation peut baisser peu à peu sa biréfringence, à condition toutefois qu'il soit frais, qu'on l'ait maintenu humide et à l'abri d'une dessiccation rapide. Sans ces précautions, le muscle devient évidemment rigide, au point même qu'il ne fléchit plus lors de sa rupture finale, et la biréfringence paraît alors ne pas subir de déperdition.

Ce phénomène de relaxation est donc une caractéristique des colloïdes frais du muscle.

Je n'ai pas fait jusqu'ici de mesures précises sur le temps de cette relaxation. Je l'ai constatée en faisant des observations à une dizaine de minutes d'intervalle, à élongation constante bien entendu. Il est probable que la relaxation est de l'ordre de plusieurs minutes.

3° *Déformation optique résiduelle*. — Le muscle frais, maintenu à

l'abri de la dessiccation, ne paraît pas avoir, dans la limite de précision des mesures, de déformation optique résiduelle, tout au moins jusqu'au tout début de la période d'étirement; c'est-à-dire que si le muscle tendu est ramené à sa longueur initiale (à condition bien entendu qu'il n'ait pas dépassé certaines limites) et conservé frais, il finit par reprendre une valeur de biréfringence concordant, dans la limite de précision des expériences, avec sa valeur initiale. Il faut bien entendu, dans cette expérience, laisser s'épuiser la viscosité et la relaxation tout en évitant au muscle les effets de la dessiccation.

Je n'ai pas de notions précises sur les limites d'élongation en dedans desquelles le résidu de déformation optique est nul, ayant surtout eu l'occasion de l'observer à la fin de la période d'extension; la détermination de ces limites, comme l'étude de l'hystérésis dans le même matériel, paraît d'ailleurs assez complexe puisqu'il faudrait rigoureusement éviter toute dessiccation pouvant mettre obstacle à une relaxation complète.

Les muscles que l'on trouvera étudiés dans les tableaux ci-joints sont :

Grenouille : Fléchisseurs des phalanges. Mylohyoïdien. Geniohyoïdien.

Oursin : Vertical du compas.

Moule : Rétracteurs du pied.

Ces tableaux portent comme indications :

- 1° La longueur du muscle *in situ*.
- 2° La longueur du muscle au début de l'opération de tension (L_0).
- 3° Les accroissements d'élongation ΔL que subit cette longueur initiale L_0 .
- 4° Les différences de marche (eX), épaisseurs (e), biréfringences (X), dans deux azimuths rectangulaires (1 et 2).
- 5° La biréfringence effective, c'est-à-dire le produit ($X_1 X_2$).
- 6° Diverses indications de périodes, etc.

Exp. n° 17. — Fibres du rétracteur antérieur du pied, Moule.

Le muscle est saisi d'une part par le pied gardé entier, d'autre part par le fragment de valve où il s'attache. Après sa fixation sur la platine, le muscle est dégrossi de façon à ne garder qu'un petit faisceau de fibres. Longueur moyenne du muscle en place 30 mm. Longueur au début de l'opération entre pinces, 20 mm. La courbe porte presque

exclusivement sur l'extension, les ruptures coïncident avec le début de l'étirement (fig. 56).

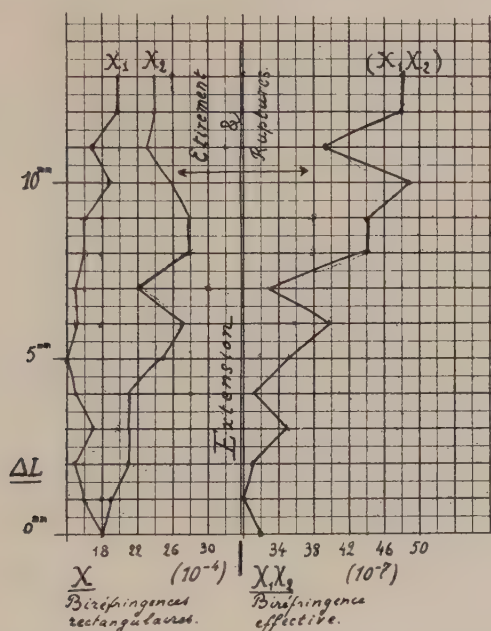


Fig. 56. — Période d'extension, rétracteur du pied de la Moule (n° 17).
A gauche, biréfringences rectangulaires : à droite, biréfringence effective.

Accroissement d'élongation ΔL	Teinte $e_1 X_1$	Epaisseur e_1	Biréfringence X_1	Teinte $e_2 X_2$	Epaisseur e_2	Biréfringence X_2	Biréfringence effective $X_1 X_2$
mm.	$\mu\mu$	mm.	$\mu\mu$	mm.			
0	780	0,42	$18,10^{-4}$	730	0,39	$18,10^{-4}$	$32,10^{-7}$
1	730	0,45	16 »	730	0,38	19 »	30 »
2	700	0,46	15 »	760	0,36	21 »	31 »
3	760	0,45	17 »	700	0,33	21 »	35 »
4	670	0,45	15 »	670	0,32	21 »	31 »
5	640	0,46	14 »	710	0,32	25 »	35 »
6	680	0,43	15 »	760	0,28	27 »	40 »
7	650	0,43	15 »	680	0,30	22 »	33 »
8	650	0,40	16 »	790	0,27	28 »	44 »
9	650	0,39	16 »	790	0,27	28 »	44 »
10	700	0,37	19 »	700	0,27	26 »	49 »
11	650	0,38	17 »	650	0,28	23 »	39 »
12	730	0,37	20 »	680	0,28	24 »	48 »
13	730	0,36	20 »	670	0,27	24 »	48 »

Extension
Début de l'é-
tirement et
des ruptures
(simultané-
ment).

N° 33. — *Fibres du vertical du compas, Oursin (Paracentrotus lividus)*.

Le muscle est tenu par ses pièces d'insertion (compas et fragment du bord de la ceinture pérignathique).

Longueur *in situ* : 10 mm Longueur initiale : 4 mm.

L'opération porte presque entièrement sur l'extension : Elle montre un effet de la viscosité et un effet de ruptures partielles (fig. 57).

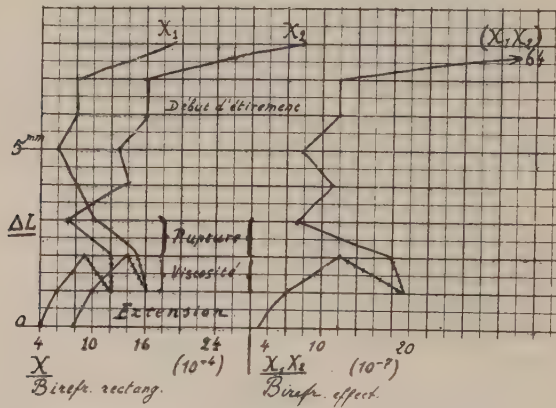


Fig. 57. — Période d'extension, vertical du compas de l'Oursin (n° 33).

ΔL $e_1 X_1$ e_1 X_1 $e_2 X_2$ e_2 X_2 $X_1 X_2$

mm.	$\mu\mu$	mm.		$\mu\mu$	mm.		
0	160	0,37	$4 \cdot 10^{-4}$	310	0,39	$8 \cdot 10^{-4}$	$3,2 \cdot 10^{-7}$
1	215	0,37	6 »	470	0,46	10 »	6
2	310	0,34	9 »	590	0,39	14 »	12
1	415	0,34	12 »	645	0,40	16 »	19
2	415	0,33	12 »	600	0,39	13 »	18
3	240	0,33	7 »	445	0,44	10 »	7
4	390	0,26	14 »	360	0,42	8 »	11
5	360	0,27	13 »	240	0,39	6 »	7,8
6	390	0,24	16 »	330	0,38	8 »	12
7	415	0,25	16 »	310	0,39	8 »	12
8	760	0,22	34 »	700	0,36	19 »	64

Le muscle est relâché d'un millimètre, la biréfringence continue à monter (effet de viscosité).
Rupture presque totale : il ne subsiste à l'état tendu qu'un petit paquet de fibre qui supporte l'ensemble du muscle.

Début de la période d'étirement.

N° 23. — *Fibres du fléchisseur de l'avant-dernière phalange du 4^e doigt de la patte postérieure de la Grenouille.*

Muscle maintenu par les épiphyses d'insertion. L'opération porte entièrement sur l'étirement, à partir de la longueur du muscle *in situ* (7 mm.). La courbe montre le phénomène de *relaxation*, et la chute de biréfringence coïncidant avec le début des ruptures partielles (fig. 58-59).

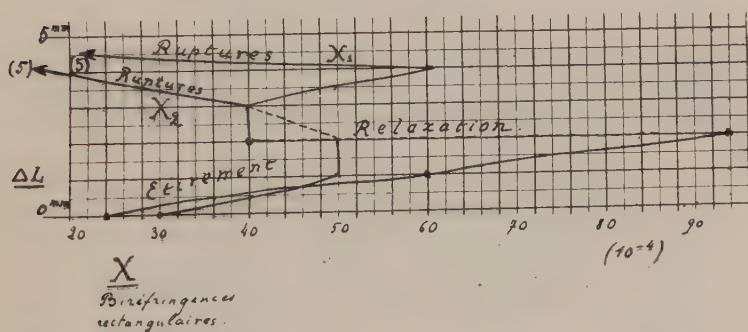


Fig. 58. — Période d'étirement et de rupture, fléchisseur d'une phalange de Grenouille (n° 23). Biréfringences rectangulaires.

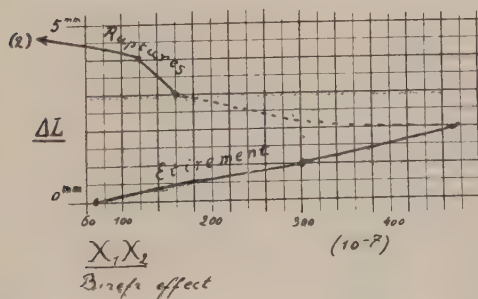


Fig. 59. — N° 23, biréfringence effective,

ΔL	$e_1 X_1$	e_1	X_1	$e_2 X_2$	e_2	X_2	$X_1 X_2$
mm.	$\mu\mu$	mm.		$\mu\mu$	mm.		
0	260	0,108	$24 \cdot 10^{-4}$	310	0,103	$30 \cdot 10^{-4}$	$72 \cdot 10^{-7}$
1	470	0,072	60 »	360	0,072	50 »	300
2	473	0,050	94 »	240	0,053	50 »	470
	215	0,050	40 »				
3	215	0,048	40 »	216	0,050	40 »	160
4	330	0,048	60 »	103	0,048	20 »	120
5	17	0,036	5 »	17	0,036	5 »	2

Deux observations à dix minutes d'intervalles : phénomène de relaxation.
Début des ruptures partielles.

N° 25. — *Fibres de la portion médiane du Géniohyoïdien de Grenouille pincées par leurs deux extrémités.*

Longueur de la portion utilisée *in situ* 9-10 mm. ; longueur au début de l'opération : 6 mm. L'expérience porte sur l'extension, le début de l'étirement, les ruptures partielles, et un effet de viscosité (fig. 60-61-62).

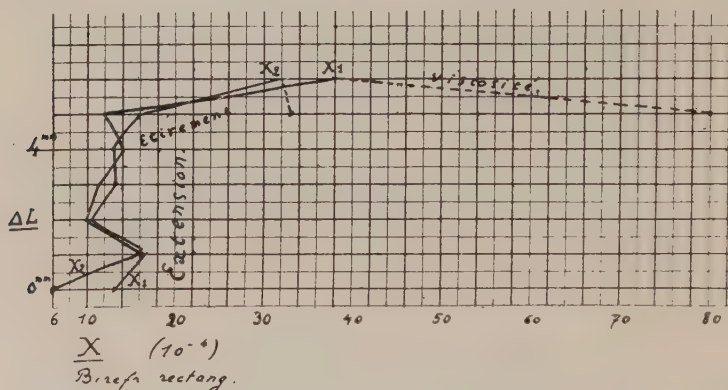


Fig. 60. — Début de la courbe (n° 25), géniohyoïdien de Grenouille.

ΔL	$e_1 X_1$	e_1	X_1	$e_2 X_2$	e_2	X_2	$X_1 X_2$
mm.	$\mu\mu$	mm.		$\mu\mu$	mm.		
0	240	0,18	$13 \cdot 10^{-4}$	160	0,24	$6 \cdot 10^{-4}$	$7,8 \cdot 10^{-7}$
1	240	0,15	16 »	300	0,18	16 »	25 »
2	160	0,15	10 »	160	0,15	10 »	10 »
3	160	0,14	11 »	190	0,14	13 »	14 »
4	190	0,13	14 »	160	0,12	13 »	18 »
5	160	0,13	12 »	160	0,10	16 »	19 »
6	190	0,05	38 »	160	0,06	32 »	120 »

Extension
Début de l'étirement
Rupture partielle

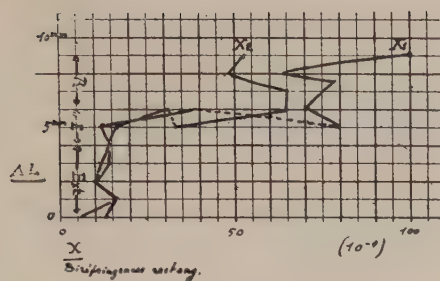


Fig. 61. — Ensemble de la courbe (n° 25) à une échelle plus réduite.

Ex, Extension ; E, Etirement ; R, Rupture.

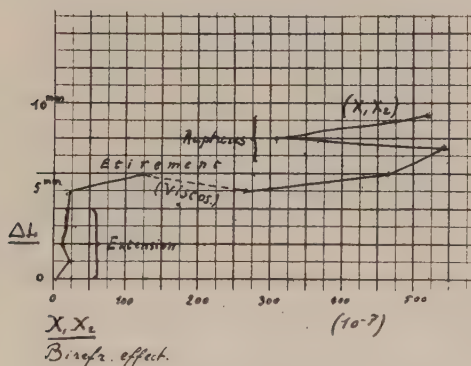


Fig. 62. Biréfringence effective (n° 25).

La même fibre relâchée de 1 mm. donne au bout d'une 1/2 heure de repos : (1)

5	240	0,030	80	»	100	0,030	33	»	264	»	} La biréfringence a continué à croître (viscosité)
6,2	190	0,027	70	»	130	0,027	65	»	465	»	
7,4	216	0,028	77	»	130	0,028	65	»	540	»	} Ruptures partielles.
8,0	160	0,025	64	»	130	0,027	82	»	308	»	
9,2	300	0,03	100	»	130	0,025	45	»	520	»	

1. Le muscle a été assez mal préservé de la dessiccation pendant cette demi-heure.

N° 35. — *Fibres du vertical du compas, Oursin (Paracenirotus lividus).*

Le muscle est tenu par ses pièces d'insertion (compas et bord de la ceinture pérignathique). Longueur *in situ* : 42 mm. Longueur initiale :

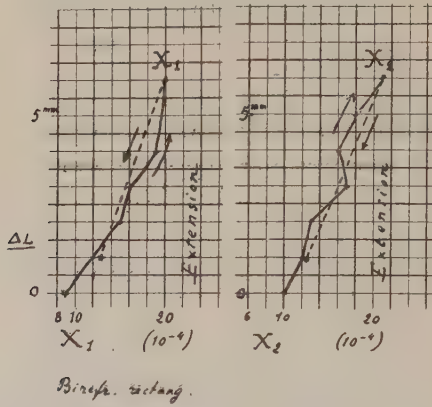


Fig. 63. — Période d'extension, vertical du compas (n° 35) ; biréfringences rectangulaires.

5 mm. l'opération porte entièrement sur l'extension ; elle montre un cas d'absence de déformation optique résiduelle (fig. 63-64).

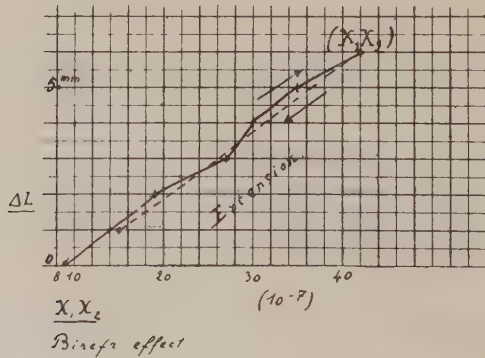


Fig. 64. — N° 35, biréfringence effective.

ΔL	$e_1 X_1$	e_1	X_1	$e_2 X_2$	e_2	X_2	$X_1 X_2$
mm.	$\mu\mu$	mm.		$\mu\mu$	mm.		
0	310	0,33	9.10 ⁻⁴	390	0,36	10.10 ⁻⁴	9.10 ⁻⁷
1	390	0,32	12	390	0,32	12 »	14 »
2	470	0,30	15	415	0,30	13 »	19 »
3	415	0,25	16	530	0,27	17 »	27 »
4	500	0,26	19	500	0,30	16 »	30 »
5	530	0,27	19,6	500	0,28	18 »	35 »
6	530	0,26	20	590	0,27	21 »	42 »
1	390	0,30	13	360	0,28	12 »	15 » ¹

1. Le faisceau est détaché, et revient de lui-même immédiatement à 6 mm. (la biréfringence effective pour cette elongation, dans le début de l'opération était 14.10⁻⁷)

N° 21. — *Fibres de mylohyoïdien, Grenouille.*

Deux faisceaux de fibres du mylohyoïdien de Grenouille, tendus par les arcs maxillaires et reliés bout à bout par l'aponévrose médiane conservée. L'opération porte entièrement sur l'extension au-dessous de la longueur *in situ*. Longueur de chaque partie du faisceau au début de l'opération : 10 mm. L'expérience montre la chute de biréfringence et la rupture précoce pendant la période de l'extension, probablement par suite d'une contraction.

ΔL	$e_1 X_1$	e_1	X_1	$e_2 X_2$	e_2	X_2	$X_1 X_2$
mm.	$\mu\mu$	mm.		$\mu\mu$	mm.		
0	17	0,036	4.10 ⁻⁴	130	0,048	29.10 ⁻⁴	11.10 ⁻⁷
1	17	0,032	5	10	0,038	2	1
2	Rupture.						

N° 97. — *Fibres du fléchisseur d'une phalange, Grenouille.*

Le muscle est tenu par les épiphyses d'attache. L'opération est au voisinage de la longueur du muscle *in situ* (10 mm. environ), (Longueur au début de la tension : 10 mm) et porte presque entièrement sur l'étirement (Le tout début est probablement encore de l'extension) (fig. 65).

ΔL $e_1 X_1$ e_1 X_1 $e_2 X_2$ e_2 X_2 $X_1 X_2$

mm.	$\mu\mu$	mm.	$\mu\mu$	mm.			
0	470	0,17	27.10^{-4}	190	0,15	12.10^{-4}	32.10^{-7}
1	240	0,34	7 »	80	0,22	3 »	21 »
2	260	0,20	13 »	260	0,11	24 »	31 »
3	330	0,10	33 »	190	0,11	17 »	56 »
4	190	0,07	27 »	215	0,09	22 »	59 »
5	190	0,04	63 »	160	0,04	41 »	260 »

Peut-être une rupture partielle.

Rupture totale.

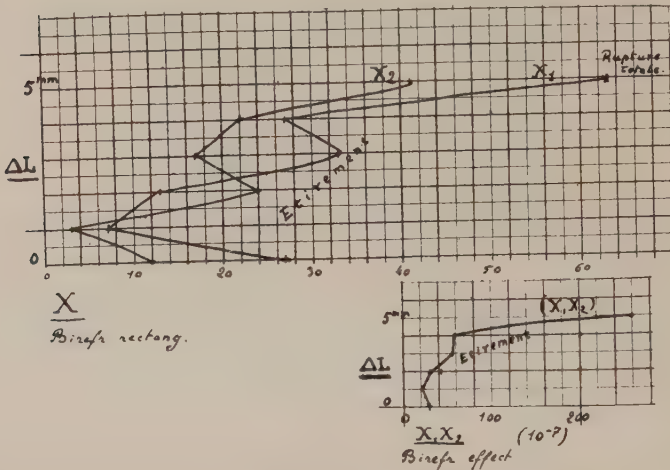


Fig. 63. — Période d'étirement et de rupture, fléchisseur d'une phalange, Grenouille (n° 97). En haut, biréfringences rectangulaires; en bas, biréfringence effective.

Caoutchouc et collodion

Je donne ci-joint à titre comparatif des tableaux d'expériences analogues effectuées, dans les mêmes conditions et avec les mêmes instruments, sur des bandelettes de caoutchouc (1) et sur un fil de collodion. On y verra une régularité qui est très loin de l'allure des courbes de muscles.

1. D'après Bjerken, la biréfringence du caoutchouc par traction est négative. Dans les nombreuses expériences que nous avons faites sur ce matériel, nous avons observé que la chose n'est point générale, et dépend des échantillons, ainsi qu'on peut le voir dans les trois exemples ci-dessous.

N° 113. — *Bandelette de caoutchouc feuille anglaise.*

Biréfringence négative. Longueur initiale (non tendue) 11 mm.
(Mesures perpendiculaires à la plus large surface de la bandelette)
(fig. 66).

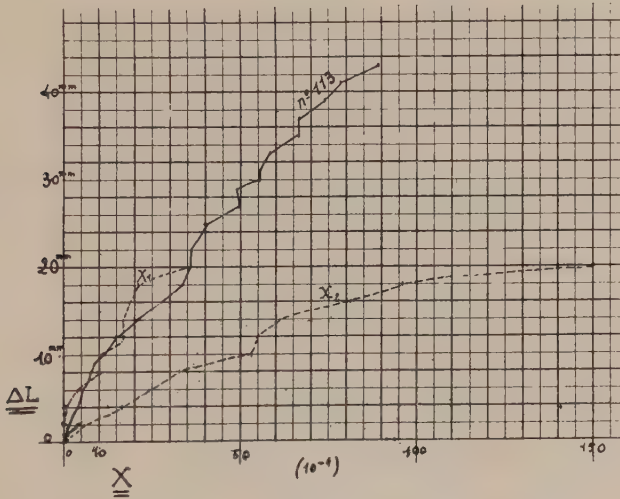


Fig. 66. — Caoutchouc feuille anglaise n° 113 et 37
(biréfringences rectangulaires X_1 , X_2).

ΔL	eX	e	X
mm.	$\mu\mu$	mm.	
0	0	0,33	0
1	10	0,33	$0,29 \cdot 10^{-4}$
2	68	0,30	2,2
3	68	0,29	2,3 »
4	120	0,29	4,1 »
5	125	0,28	4,4 »
6	125	0,26	4,8 »
7	175	0,25	7 »
8	182	0,24	7,4 »
9	210	0,24	8,8 »
10	296	0,22	13,3 »
12	330	0,22	15 »
14	415	0,19	21 »
16	500	0,17	28 »
18	587	0,17	34 »
20	587	0,16	36 »
22	587	0,16	36 »
25	600	0,15	40 »
27	725	0,14	50 »

ΔL	eX	e	X
mm.	$\mu\mu$	mm.	
29	650	0,43	48 »
31	740	0,43	56 »
33	758	0,43	58 »
35	872	0,43	67 »
37	872	0,43	67 »
39	1.100	0,43	74 »
41	1.060	0,43	78 »
43	1.157	0,43	89 »

N° 101. — *Bandelette de caoutchouc « Para pur ».*

Biréfringence positive. Longueur initiale 13 mm. (non tendue). Biréfringence mesurée perpendiculairement à la largeur de la bandelette (fig. 67).

ΔL	eX	e	X
mm.	$\mu\mu$	mm.	
0	0	0,26	0
1	17	0,26	0,6 10^{-4}
2	30	0,22	1,3
3	44	0,20	2,2
4	45	0,17	2,6
5	50	0,16	3,1
6	60	0,15	4,0
7	74	0,14	5,6

N° 37. — *Bandelette de caoutchouc, feuille anglaise.*

Biréfringence positive. Longueur initiale (non tendue) 8 mm.
Biréfringences rectangulaires (fig. 66).

ΔL	$e_1 X_1$	e_1	$e_2 X_2$	e_2	X_1	X_2	$(X_1 X_2)$	$(X_1 - X_2)$
mm.	$\mu\mu$	mm.	$\mu\mu$	mm.				
0	0	0,6	17?	0,30	0	0,5 10^{-4}	0	— 0,5 10^{-4}
2	0	0,5	190	0,28	0	6	0	— 6 »
4	17	0,42	360	0,21	0,4 10^{-4}	17	0,6	— 16 »
6	160	0,38	445	0,18	4	24	9,6 10^{-7}	— 20 »
8	350	0,32	530	0,16	10	33	33	— 23 »
10	350	0,32	800	0,15	10	53	53	— 43 »
12	470	0,28	830	0,15	16	55	88	— 39 »
14	470	0,28	930	0,15	16	62	99	— 46 »
16	470	0,26	1.160	0,14	18	82	147	— 64 »
18	530	0,25	1.270	0,13	21	96	200	— 75 »
20	870	0,24	1.500	0,12	36	150	540	— 114 »

N° 91. — *Fil de collodion.*

Biréfringence + ; longueur initiale : 5 mm. Déjà biréfringent avant la traction (fig. 67).

ΔL	eX	e	X
mm.	$\mu\mu$	mm.	
0	10	0,68	0,15 10^{-4}
1	150	0,58	2,6
2	520	0,44	11
3	Rupture.		

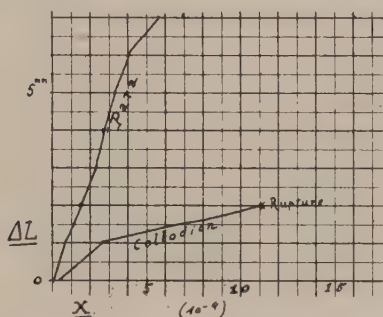


Fig. 67. — Para (n° 104) et collodion (n° 91).

Etude de $\frac{d(X_1 - X_2)}{dL}$ pour les muscles.

Il est extrêmement important d'étudier, non seulement la déformation longitudinale de la surface des indices des muscles, mais encore sa déformation transversale, c'est-à-dire la différence $X_1 - X_2$ (qui représente $n'_m - n'_p$).

En examinant, dans des tableaux tels que les précédents, les valeurs de X_1 et X_2 depuis le début des extensions jusqu'aux irrégularités des premières ruptures partielles, on constate que la différence ($X_1 - X_2$) des muscles ne tend pas nécessairement vers zéro. Elle varie, croissant dans certaines portions, décroissant dans d'autres, pouvant également rester constante, mais sans manifester une tendance vraiment générale à tous les cas pour une augmentation ou une diminution de l'excentricité.

1° Il paraît y avoir un changement d'allure de la variation, coïnci-

dant approximativement avec le passage de la période d'extension à la période d'étirement.

Je rappelle que nous avons déjà constaté, dans les courbes $\frac{dX}{dL}$, un changement d'allure au passage de la période d'extension à la période d'étirement.

Voici les valeurs des tableaux précédents pour les stades principaux, indiquant le sens des variations. Les courbes ci-jointes (fig. 68) indiquent les détails de ces variations.

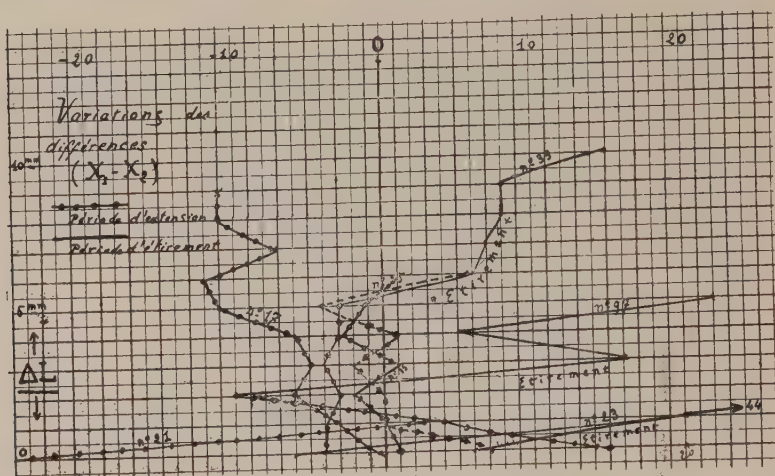


Fig. 68. — $\frac{d(X_1 - X_2)}{dL}$ pour les expériences précédentes.

Valeurs de $(X_1 - X_2)$

Expériences N°	Au début de l'extension	Au passage de l'ex- tension à l'étirement	Vers la fin de l'étirement
33	— 4.10 ⁻⁴	— 3	+ 15
25	+ 7	+ 1	+ 6
97	+ 15	— 10	+ 22
23		— 6	+ 44
35	— 1	— 1	
21	— 25	+ 3	
17	— 0	— 11	

Un certain nombre de caractéristiques intéressantes semblent se dégager des variations de ces différences :

a) *Pendant la période d'étirement*, la différence ($X_1 - X_2$) tend, pour la plus grande partie et surtout pour la dernière partie, à s'éloigner de zéro.

b) *La période d'extension* au contraire, montre des différences peu variables au voisinage immédiat du zéro, ou tendant nettement vers zéro. Un seul cas (n° 17) nous a montré une croissance de la différence.

2° A certains stades, la différence ($X_1 - X_2$) passe par zéro, c'est-à-dire que le faisceau de fibres s'y comporte, approximativement, comme un uniaxe (ou plus exactement, est le plus près d'être uniaxe).

L'interprétation de ces divers faits donne des indications intéressantes. Nous nous trouvons évidemment en présence de deux phénomènes différents, se substituant l'un à l'autre quand on passe de l'extension à l'étirement.

Je ferai ensuite remarquer que si la complexité de la surface des indices du faisceau des fibres dépendait uniquement de différences locales (par des plissements, rétractions partielles, etc.) des biréfringences de fibres réellement uniaxes, cette complexité devrait s'effacer peu à peu, ainsi qu'on l'observe pour les accidents locaux, avec la tension : en effet, le muscle ayant été fixé, comme il a été dit plus haut, par ses insertions, la plupart des perturbations locales des fibres ne peuvent pas être permanentes, comme elles pourraient l'être pour des fibres rompues : elles tendent à s'effacer pour un certain degré de tension, les fibres qui avaient subi des rétractions locales se trouvant ramenées aux mêmes caractéristiques de longueur que les fibres voisines n'ayant pas subi ces rétractions. L'ensemble des fibres tendra donc, asymptotiquement, vers une égalité relative (1) ; or, nous voyons que toutes les fois que ($X_1 - X_2$) passe par zéro, cette différence ne demeure pas nulle mais finit toujours par s'écarter du zéro : on doit donc en conclure que l'irrégularité optique générale finit par dépendre de propriétés irrégulières individuelles et fondamentales des fibres elles-mêmes.

Cette conclusion est à rapprocher de celle que nous avons déjà exprimée dans un chapitre précédent : l'asymétrie optique du muscle dépend des fibres elles-mêmes, et les perturbations locales ne font qu'amplifier des irrégularités fondamentales des éléments.

1. On sait que dans les muscles longs, à fibres parallèles, tels que ceux que nous avons employés, les fibres sont de la même longueur (Roux).

Pour terminer, j'examinerai sommairement la différence $(X_1 - X_2)$ dans quelques courbes du caoutchouc.

Dans l'exemple cité plus haut $(X_1 - X_2)$ s'éloigne constamment de zéro d'une manière très régulière ; mais ce n'est pas une propriété générale ainsi qu'on peut le voir par les valeurs suivantes :

Expérience		$X_1 - X_2$			
		$- 0,5$	$- 0,39$	$- 414$	
N° 37	Caoutchouc feuille anglaise				(10^{-4})
N° 41	» » »	$- 8,3$	$- 6$	$- 17$	
N° 45	» Para pur	$+ 2,2$	$+ 5,7$	$- 1$	
N° 39	» »	0	$- 6$	$- 4$	$+ 1,5$

Les différences entre les deux premiers et les deux derniers échantillons paraissent en rapport avec leurs propriétés élastiques : les seconds sont des caoutchoucs à deux sortes d'élasticité, l'élongation au delà d'une certaine limite de déformation faisant passer d'un système d'élasticité à un autre. Les premiers échantillons au contraire n'ont qu'une élasticité. Dans les seconds, la déformation semi-permanente qui correspond au passage entre les deux zones d'élasticité différentes coïncide approximativement avec les perturbations de $(X_1 - X_2)$; ici encore nous avons affaire à deux phénomènes superposés.

Interprétation des expériences de déformation par traction.

Les déformations longitudinales et les déformations transversales des surfaces des indices des muscles déformés par traction nous amènent à conclure à la superposition de deux phénomènes différents se substituant l'un à l'autre quand on passe de la période d'extension à la période d'étirement : nous sommes évidemment en présence d'un système diphasique dont les deux phases interviennent à des moments différents.

Deux remarques peuvent être intéressantes à ce sujet :

1° Cette transformation des effets des deux phases combinées est-elle en rapport avec un changement d'allure de la variation des modules d'élasticité ?

A priori, on peut penser la chose possible, étant donné que le muscle, au passage de l'extension à l'étirement, se trouve tomber dans des élongations anormales où toute une série d'éléments qui ne sont que médio-

N° 25. — *Geniohyoïdien de Grenouille.*

ΔL	σ_1	σ_2	
1 mm.	0,99	1,5	
2 »	0,49	1,1	
3 »	0,44	0,83	Début d'étirement.
4 »	0,41	0,75	
5 »	0,33	0,70	

Les changements sont extrêmement faibles ; on peut admettre que la courbe σ_1 change d'allure pour $\Delta L = 2$. σ_2 pour $\Delta L = 3$ environ. Le passage de l'extension à l'étirement est vers $\Delta L = 3$.

N° 17. — *Rétracteur antérieur du pied de la Moule.*

ΔL	σ_1	σ_2	
1 mm.	— 1,5	+ 0,51	
2 »	— 1	+ 0,76	
4 »	— 0,37	+ 0,89	
6 »	— 0,08	+ 0,93	
8 »	+ 0,12	+ 0,76	
9 »	+ 0,16		Début d'étirement
10 »	+ 0,25	+ 0,61	
11 »	+ 0,18	+ 0,51	
12 »	+ 0,21		
13 »	+ 0,23	+ 0,46	

La courbe σ_1 change très faiblement d'allure vers $\Delta L = 10$ mm., et σ_2 vers $\Delta L = 6$; ces deux valeurs encadrent approximativement le passage de l'extension à l'étirement. Mais les deux derniers nombres ($\Delta L = 12$..13) sont peut être sujets à caution à cause de ruptures.

N° 97. — *Fléchisseur d'une phalange. Grenouille.*

ΔL	σ_1	σ_2	
1 mm.	— 10	— 4,6	Début d'étirement.
2 »	— 0,8	+ 1,2	
3 »	+ 1,4	+ 0,88	(Peut être une rupture partielle).
4 »	+ 1,4	+ 0,99	
5 »	+ 1,5	+ 1,4	

Le passage se fait au voisinage de $\Delta L = 1$; aucune modification perceptible dans la courbe à ce niveau, alors qu'il n'y en a pour $\Delta L = 3$ (σ_1) et $\Delta L = 2$ (σ_2).

2° Une deuxième remarque a trait à une application de ce que nous énoncions plus haut sur les rapports des deux théories musculaires (biréfringence accidentelle et inclusions cristallines).

Nous sommes donc en présence d'un système diphasique et il pourrait sembler intéressant de rechercher si les expériences de traction nous présentent des détails marquant une différence en faveur de l'une ou de l'autre des théories. Comme nous l'avions annoncé plus haut, en raison des transitions qu'offrent entre elles ces deux théories, nous allons voir que les expériences précédentes peuvent s'interpréter simultanément à la lumière de l'une ou de l'autre, et qu'il est impossible de tirer de cette comparaison une conclusion de quelque valeur au point de vue discrimination. Ce système étant diphasique, nous nous trouvons en présence de deux hypothèses :

1° Une superposition de deux biréfringences accidentelles présentées par des éléments différents.

2° Une superposition de deux biréfringences, l'une d'origine cristalline, l'autre accidentelle, la première devenant négligeable pendant la période d'étirement, et la seconde encore négligeable pendant la période d'extension.

La première hypothèse, association de deux biréfringences accidentelles, suppose la coexistence de deux, ou plus de deux systèmes dont les positions d'équilibre (tension zéro) ne coïncident pas, le fait d'amener un des systèmes au zéro n'ayant pas nécessairement pour effet d'annuler les tensions dans les autres systèmes. Cela suppose que les biréfringences élémentaires en question sont de même signe et varient dans le même sens, ainsi qu'il est facile de s'en rendre compte en essayant de combiner, graphiquement, des courbes correspondant aux diverses conditions de signe et de sens. On songe immédiatement aux éléments annexes du muscle (perimysium, sarcolemme) comme supports de la seconde variation de biréfringence ; cependant, on observe quelquefois dans les ruptures partielles de la fin de l'étirement, des gaines de perimysiums et de sarcolemmes vides, à l'intérieur desquelles les fibres rompues se sont rétractées : l'ordre de grandeur de leur biréfringence à ces stades extrêmes de tension rend assez douteuse leur participation importante dans la première partie du phénomène, et la rupture de la colonne sarcoplasmique s'accompagne d'ailleurs d'une forte baisse très significative : c'est la fibre même, le sarcoplasme *sensu lato* qui intervient dans la variation.

La seconde hypothèse admettrait la substitution d'une biréfringence accidentelle, appréciable pendant l'étirement, à une biréfringence d'éléments cristallins, intervenant pendant l'extension et supportée par d'autres éléments que la première. L'admission d'une biréfringence accidentelle dans la période d'étirement doit être introduite dans les deux hypothèses : il ne semble pas que l'on puisse passer outre à une telle attribution, l'allure des courbes et l'allure des différences, comparées à celles de biréfringents accidentels certains, paraissant assez démonstratives.

La seconde hypothèse admettrait alors nécessairement des stades mixtes, au passage de l'extension à l'étirement, où la biréfringence du muscle relèverait à la fois du type accidentel et du type cristallin. Il ne faut pas oublier que nous sommes en présence d'une somme de phénomènes.

Le sens général de la variation, qui est pour une légère croissance de la biréfringence avec la traction pendant l'extension, est-il un argument en faveur de l'une ou de l'autre des théories ? assurément non. Engelmänn et von Ebner ont conclu de cette croissance à la nature accidentelle : c'est en effet le sens de variation qu'indiquait à von Ebner la relation de Neumann.

Je rappelle que celui-ci (1841) dans une théorie célèbre avait posé une relation entre A , B , C , les trois forces élastiques principales d'un corps homogène et primitivement isotrope que l'on a déformé ; ε , ε' , ε'' les trois déformations principales ; G le rapport de la vitesse de propagation du mouvement vibratoire dans le milieu considéré à sa vitesse dans le vide ; p et q des coefficients :

$$\begin{aligned} A &= G + p\varepsilon + q(\varepsilon' + \varepsilon'') \\ B &= G + p\varepsilon' + q(\varepsilon + \varepsilon'') \\ C &= G + p\varepsilon'' + q(\varepsilon' + \varepsilon) \end{aligned}$$

Des mesures de Wertheim pour le verre avaient conclu que :

$$\frac{p}{G} = -0,131, \quad \frac{q}{G} = -0,213 ;$$

G étant positif, p et q se trouvaient être négatifs. Mais les relations en question ont été fortement critiquées par Verdet, qui a tenté de faire ressortir l'impossibilité expérimentale de déterminer rigoureusement les valeurs de p et de q . D'après lui les signes seuls des coefficients p et q pourraient être considérés comme ayant un rapport avec la réalité, et par conséquent le sens seul du phénomène optique pourrait être pré-

vu : la traction uniforme d'un bloc de verre ferait diminuer la vitesse de propagation dans le sens de la traction, et par conséquent augmenter l'indice. Ce serait déjà beaucoup, mais malheureusement les signes mêmes de p et q ont été controversés (Bouasse, VI, p. 292) et il semble qu'on doive les considérer comme positifs, de sorte que la traction uniforme donnerait dans le verre une diminution de l'indice dans le sens de la traction. Mais y a-t-il là une généralisation possible? On sait que Pockels (1902) a montré l'influence de la composition du verre dans lequel, pour certaines teneur en plomb, la traction produirait une biréfringence positive, pour d'autres, une biréfringence négative, pour d'autres enfin aucune apparence de biréfringence.

Le caoutchouc montre également, suivant les échantillons, des biréfringences positives ou négatives par la traction. Il faudrait déterminer p et q pour chaque corps particulier, ou mieux pour chaque état particulier : pour la fibre musculaire, à l'extension et à l'étiement.

Mais le plus intéressant à noter est que même si la croissance de la biréfringence dans le muscle pendant l'extension était du signe prévu par la formule de Neumann, il ne s'ensuivrait pas qu'elle exclue par ce fait la théorie des inclusions cristallines.

Il faut bien remarquer que, contrairement à Brücke lui-même, cette croissance ne serait pas du tout en contradiction avec la notion de disdiaclasses cristallins : en effet, pendant l'extension de la fibre, les cristaux ultramicroscopiques peuvent bien être écartés les uns des autres dans le sens longitudinal, mais comme en même temps la fibre subit des dépressions transversales, les espaces intercalaires peuvent se trouver remplis par des intrusions de cristaux refoulés latéralement (1); tout dépend alors de la loi de répartition des cristallicules en fonction de la déformation. Il est d'ailleurs difficile de se faire une idée sur la forme de cette loi, qui peut ne pas être simple. Une loi simple nous amènerait inévitablement à une décroissance de la biréfringence : Pour fixer les idées, si nous admettons que la variation du nombre n de cristaux rencontrés sur une direction donnée par le rayon lumineux, est une fonction simple des deux déformations principales dans le plan perpendiculaire au rayon, nous pouvons écrire par exemple, en appe-

1. Brücke semble considérer le mouvement des disdiaclasses comme une sorte de manœuvre spontanée, qu'il compare d'ailleurs à des mouvements de soldats à la parade. En prenant les choses moins schématiquement, et en considérant les mouvements relatifs des disdiaclasses, cristaux ultramicroscopiques, comme fonction des déformations du milieu qui les entoure, on aboutit parfois à des conclusions assez différentes des siennes.

lant L et e la longueur et la largeur du système considérées dans ce plan (1) :

$$\Delta\eta = K\eta \left(\frac{L}{\Delta L} - \frac{e}{\Delta e} \right)$$

On voit que $\Delta\eta$ serait positif si $\frac{\Delta e}{\Delta L} > \frac{e}{L}$: Condition peu vraisemblable sauf pour le tout début des élongations ; on trouve facilement que le muscle, aussi bien d'ailleurs que le caoutchouc ou le collodion, ne la remplit que tout à fait exceptionnellement. Il est du reste parfaitement évident que, pour des raisons d'Elasticité, quel que soit le corps étudié, $\frac{\Delta e}{\Delta L}$ décroissant constamment doit finir par se trouver plus petit que $\frac{e}{L}$.

Les variations des différences ($X_1 - X_2$) sont-elles plus explicites que le sens de la variation même de X ?

Nous avons vu que cette période d'extension se caractérisait par les irrégularités de $\frac{d(X_1 - X_2)}{dL}$, approximativement nulle dans certains cas, positive ou négative dans d'autres ; cependant il semble y avoir prédominance pour que la différence ($X_1 - X_2$) tende vers zéro. D'autre part le caoutchouc présente dans quelques échantillons une croissance de ($X_1 - X_2$), mais il est impossible d'affirmer la généralité du phénomène à tous les biréfringents accidentels ; la diminution, qui est une tendance à l'uniaxialité, pourrait d'ailleurs s'expliquer, aussi bien dans l'une ou l'autre des hypothèses, par une rectification de l'orientation des cristaux à mesure que certaines composantes du champ prennent une importance plus grande. Il est impossible d'ailleurs de préciser ce point étant donné que les caractères de symétrie du champ sont assez difficiles à analyser dans un système aussi hétérogène qu'une bandelette de caoutchouc et surtout qu'une fibre musculaire ; dans un corps homogène il serait plus difficile de concevoir comment cette symétrie, qui tend vers l'uniaxialité dans la première partie de la déformation, s'en écarte dans la seconde pour une modification quantitative

1. On peut en effet poser $\Delta\eta = \Delta\eta_L + \Delta\eta_e$, et pour chacune des déformations élémentaires :

$$\frac{\Delta\eta_L}{\eta} = A \frac{L}{\Delta L} \quad \text{et} \quad \frac{\Delta\eta_e}{\eta} = -B \frac{e}{\Delta e}$$

d'une composante dirigée précisément sur la direction de cet axe d'uniaxie.

En présence de toutes ces considérations, nous voyons que les expériences de traction ne nous fournissent aucun document permettant de trancher nettement en faveur de l'une ou l'autre des deux hypothèses. Il fallait s'y attendre : nous avons insisté plus haut sur les rapports que les deux théories ont entre elles, et les propriétés mises en valeur par les expériences de traction ont justement placé en évidence leurs caractères de communauté.

Par contre, au point de vue de l'étude des substances biréfringentes du muscle, ces expériences ont mis en lumière la multiplicité des phases de ces substances, et l'intervention mixte possible de ces différentes phases élémentaires dans l'effet biréfringent total.

Écrasement (1)

L'expérience consiste à comprimer au compresseur (2) un petit paquet de fibres dissociées dans une solution physiologique, et à chercher la limite à laquelle les substances sarcoplasmiques trop comprimées crèvent leurs gaines et fument au dehors de la fibre. Les substances sarcoplasmiques s'écoulent des fibres écrasées sous forme de traînées légèrement brunâtres en lumière naturelle, traînées qui se déplacent en coulées irrégulières ou même en boules (comparables aux boules sarcodiques des anciens auteurs). Ces traînées très hétérogènes renferment, outre des liquides qui se mélangent très vite au liquide périphérique, des écheveaux emmêlés de filaments très minces (3) s'éclairant faiblement en lumière polarisée, au milieu desquels sont entraînés par les courants des corpuscules allongés, plus ou moins ovoïdes et extrêmement biréfringents.

1. Muscles de Grenouille, de Mysis, de la lanterne de l'Oursin : je recommanderai surtout les rétracteurs des pyramides de l'Oursin.

2. Les lames et lamelles utilisées d'habitude pour les préparations microscopiques sont insuffisantes pour cette opération. Il faut utiliser de fortes lames de verre plan-parallèles de plusieurs millimètres d'épaisseur.

3. Ces filaments ne paraissent pas assimilables aux fibrilles musculaires ou tout au moins à des fibrilles intactes, puisque la substance biréfringente se montre indépendante d'elles. Peut-être sont-ce des gaines de fibrilles, ou des éléments de charpente de la fibre. Leur taille les met au-dessus de ce que pourraient être des laseinations irrégulières du sarcolemme par exemple.

Ces corpuscules paraissent au moment de leur expulsion absolument homogènes aussi bien en lumière naturelle qu'en lumière polarisée. Ils polarisent dans les gris-blancs de premier ordre, et offrent des isogyres extrêmement nettes, très noires, souvent irrégulières et se déformant d'une façon très mobile, mais parfois aussi très régulières (croix noire, avec branche longitudinale et branche transversale, hyperboles très bien délimitées) (1); dans ce cas la bissectrice longitudinale située dans



Fig. 70. — Expériences d'écrasement. Schéma des corpuscules biréfringents et des filaments, composant les coulées extraites des fibres par écrasement. Rétracteur de la pyramide, Oursin. + Nicols ($\times 200$ environ).

l'allongement du corpuscule, est positive. Ces corpuscules flottent librement dans les courants de liquides, ils paraissent assez aisément déformables au contact des obstacles : leur taille est du $1/100$ au $1/50$ de millimètre (Oursin) ; leur biréfringence est extrêmement stable, et ne paraît pas modifiée au bout de deux heures après la mise en liberté des corpuscules ; après une vingtaine d'heures seulement, on constate une baisse légère. Mais les corpuscules ont alors subi une modification d'aspect et paraissent fortement granuleux : il est probable qu'il y a là une question de coagulation.

1. Et assez souvent dans ce cas, ne disparaissant jamais avec la rotation, ne faisant que basculer autour d'un point assez précis : le système se comporte comme une section de biaxe, perpendiculaire au plan des axes optiques.

On ne peut comparer l'aspect de ces corpuscules avec leurs isogyres et leur mobilité, qu'à certains « flüssige Krystallen » de Lehmann (les oléates par exemple).

Cette expérience très simple a une grande importance, puisqu'elle nous montre que la substance biréfringente est séparable à l'état biréfringent. La persistance de la biréfringence dans les corpuscules libres au milieu du liquide pourrait s'expliquer, soit par une coagulation suivant de très près l'écrasement (que l'on peut produire dans un temps de l'ordre de deux ou trois secondes), soit par une énorme relaxation ; soit enfin par une combinaison de ces deux facteurs, la coagulation venant augmenter le temps de relaxation. Mais à moins d'admettre que l'écrasement se trouve avoir une action favorisante spéciale sur la coagulation, on est obligé de considérer ces deux explications comme contradictoires avec les résultats de certaines de nos expériences de traction : dans celles-ci, après plus de dix minutes de traction, les muscles étaient encore incoagulés et possédaient des relaxations assez faibles ($-\frac{\Delta X}{\Delta T}$ de l'ordre de $\frac{40}{10}$ 0/0 environ). Une telle relaxation qui aurait fait baisser la teinte de près de la moitié de sa valeur en une dizaine de minutes n'aurait pas pu passer inaperçue sur les corpuscules en question.

D'ailleurs la coagulation semble bien reconnaissable à l'aspect granuleux que prennent les corpuscules et il est possible de certifier qu'elle ne suit pas de près leur mise en liberté.

Je rappelle que de véritables solides seuls, comme des gelées de gélatine à 40 0/0 (Reiger) ont des relaxations de l'ordre de l'heure ou même du jour ; pour des liquides, les relaxations les plus longues observées jusqu'ici sont de l'ordre de la minute : une demi-minute environ pour le baume de Canada (Mach), 4 à 8 minutes pour les vernis au Dammar et au Copal (de Metz).

La relaxation énorme des corpuscules serait en outre en désaccord avec leur déformabilité apparente, qui correspond à une assez faible rigidité de leur substance, et qui devrait faciliter les brassages internes et par conséquent aider à la perte de tensions primitives.

Cette expérience est intéressante en ce qu'elle montre l'indépendance de la substance anisotrope vis-à-vis des tensions qui pourraient exister dans la fibre : il est impossible de concevoir la biréfringence de cette substance comme due à une simple répartition symétrique de granules isotropes ; l'anisotropie des particules élémentaires (1) préexiste. En

1. Ne pas confondre ce que nous appelons les *corpuscules*, c'est-à-dire

outre, ces particules anisotropes ultra ou a-microscopiques sont capables non seulement de rester orientées en dehors de la fibre, mais encore de rectifier leur orientation (leur homéotropie, pour employer l'expression de Lehmann), puisque les gouttes sont optiquement beaucoup plus régulières que les fibres elles-mêmes (1). Il y a là une analogie frappante avec certains cristaux liquides.

Je ferai remarquer que l'idée des cristaux mous ou liquides est assez fortement exprimée par certains passages du mémoire de Schipiloff et Danilewsky. Je rappelle en outre qu'une comparaison entre les fibres musculaires striées et certains cristaux liquides (extrait alcoolique de Pourpre) a été indiquée il y a quelques années par Raphaël Dubois : cette comparaison avait pour base l'aspect strié que prennent quelquefois en lumière polarisée les rubans myéliniques de ces cristaux, rubans qui paraissent formés d'articles alternativement isotropes et anisotropes. En réalité cet aspect strié, qui n'est d'ailleurs point spécial aux cristaux liquides de Pourpre, est dû à un stade de fusion incomplète de gouttes anisotropes indépendantes, et les soi-disant stries isotropes sont tout simplement les isogyres des gouttes ; elles varient par conséquent avec l'azimuth de la préparation. Grâce aux très aimables indications de M. le professeur Dubois, j'ai pu faire quelques observations sur ces cristaux liquides de la Pourpre.

En voici un résumé :

1^o *Préparation*. — D'après la méthode de M. Dubois, les glandes palléales de *Murex brandaris* sont pilées au mortier avec du sable et de l'alcool éthylique. L'extrait alcoolique filtré est évaporé au bain-marie, et se concentre en un liquide jaunâtre où flottent des gouttelettes brunes. En lumière polarisée, on y voit des gouttes anisotropes avec croix noire (fig. 71, 1-2), de longs filaments myéliniques biréfringents (5-6-7), et les filaments striés dont il a été question plus haut (8) (fibrilles musculoïdes de M. Dubois).

2^o *Etude de la striation des fibrilles musculoïdes*. — La striation n'est visible que lorsque l'angle du filament avec un des nicols est voisin de zéro ; les fibres à 45° sont presque totalement biréfringentes, sans stries transversales, et à zéro elles sont complètement éteintes : la chose se comprend facilement si l'on admet que les stries sont des isogyres transversales. Au quartz teinte sensible, on constate que les gouttes

les sortes de gouttelettes biréfringentes extraites directement du muscle, avec les *granules* ou *particules* élémentaires, ultra- ou amicroscopiques, fondements des théories modernes sur la biréfringence.

4. Cette rectification est évidemment en relation avec les tensions superficielles s'exerçant alors sur les gouttes.

sphériques isolées ont les axes N_g radiaires, et que les filaments en position non striée, totalement biréfringents, ont ces axes N_g perpendiculaires à l'allongement du filament.

3° *Formation des fibrilles striées.* — Les filaments proviennent de la fusion de plusieurs gouttes (comme cela a été déjà indiqué par



Fig. 71. — Cristaux liquides de pourpre.

1, 2, gouttes biréfringentes isolées ; 3, 4, 5, divers aspects de fusions de grosses gouttes ; 6, 7, filaments myéliniques ordinaires ; 8, filament strié (fibrille musculoïde) résultat de la fusion de gouttes plus petites que 1 ; 9, radio-cristaux formés dans la glycérine (+ Nicols).

M. Dubois) mises bout à bout : leurs isogyres transversales par rapport à l'allongement du filament restent indépendantes et forment les stries, les isogyres longitudinales se mettent bout à bout, et contribuent, en même temps que des phénomènes de réfraction spéciaux dus à la courbure des surfaces cylindriques de ces filaments fortement réfringents, à la formation de la ligne noire longitudinale généralement visible au milieu du filament.

Le stade strié correspond à une fusion incomplète des gouttes qui se remarque à l'état variqueux des filaments : lorsque l'uniformisation de celui-ci arrive à être totale on ne peut plus retrouver, pour aucun azimuth, l'aspect strié.

4° *Comparaison des fibrilles musculoïdes avec la striation musculaire.*

— Les stries des fibrilles musculoïdes étant des isogyres n'ont évidemment avec les stries musculaires qu'une analogie d'aspect et non de propriétés fondamentales.

En effet, dans les fibrilles musculoïdes, la striation est variable avec l'azimuth, nulle à 45°; point très important, les axes Ng sont perpendiculaires à la fibrille; enfin, cette striation passagère n'a aucun substratum en lumière naturelle : toutes ces propriétés sont l'inverse de celles des stries musculaires.

Au point de vue de leur nature, ces cristaux liquides traités par l'alcool perdent leur biréfringence, mais ce fait paraît tenir simplement à ce qu'ils sont dissous du même coup (une indication erronée de ma part avait fait admettre à M. Dubois qu'il y avait là une analogie avec la biréfringence musculaire); la comparaison de l'action de divers réactifs n'a d'ailleurs pas grand intérêt étant donné que l'analogie chimique n'existe pas du tout entre les fibrilles musculoïdes (la pourpre est voisine de l'indigo) et la substance biréfringente musculaire (albuminoïdes voisins de la myosine). Il y a lieu de signaler que la glycérine ne dissout pas les gouttes biréfringentes de pourpre, conserve leur biréfringence (bien que la glycérine soit un déshydratant énergique) et que ces gouttes montées à la glycérine finissent par se transformer en sortes de radio-cristaux mieux définis; une pareille « cristallisation » s'observe quelquefois aussi par simple dessiccation; cette transformation dans l'un et l'autre cas s'accompagne d'une certaine rétraction des gouttes qui offre des analogies avec l'évaporation d'une goutte d'une solution cristalline. Il y a là un phénomène à rapprocher de celui signalé par Cesaro (1907) pour la cristallisation des gouttes biréfringentes de glycérides.

Action de divers agents physiques, dessiccation, chaleur, congélation.

1° *Dessiccation.* — La dessiccation paraît n'avoir aucune influence sur la teinte de polarisation. Dans les muscles striés, les striations restent nettement visibles en lumière polarisée comme en lumière naturelle, quoique des phénomènes accessoires de dépolarisation apparaissent souvent sur les bords des fibres et au niveau des stries 1.

L'examen de la teinte a été fait sur le matériel suivant :

1° Dessiccation dans le vide sulfurique. Une préparation de Grenouille

laissée 10 jours dans un dessiccateur n'a montré aucune modification sensible de la teinte (à une cinquantaine de $\mu\mu$ près).

2° Diverses dissociations laissées à dessécher à l'air libre plusieurs jours (Grenouille, Hélix, Dytique, etc.) ont montré également la constance de la teinte.

3° Enfin des Poissons (*Leuciscus Arcasii*) momifiés par dessiccation à l'air et conservés à l'état sec plus d'un an (1) ont donné des muscles dont l'ordre de grandeur des teintes était comparable à celui d'autres Poissons frais.

Pour passer de la teinte à la biréfringence, j'ai évalué, sur un petit paquet de fibres de mylohyoïdien de Grenouille, la diminution d'épaisseur ; celle-ci paraît se produire, pour la dessiccation à l'air libre, dans la première heure. Voici les valeurs de cette observation :

Mylohyoïdien de Grenouille. Dessiccation à l'air libre.

Temps	eX	e	X
—	—	—	—
0 h.	330 $\mu\mu$	0,06 mm.	55.10^{-4}
1 h.	300 »	0,05 »	60.10^{-4}

La précision étant ici du $1/10^e$ sur la valeur de X, on voit que la biréfringence est également restée à peu près constante dans la limite de nos approximations.

2° *Chaleur*. — Brücke considérait que « Kochen vernichtet die Doppelbrechung der Muskeln ».

Nasse au contraire considère que la cuisson dans l'eau à 120^e est incapable de détruire complètement la biréfringence.

On arrive cependant parfaitement à la disparition thermique totale de la biréfringence, mais il faut monter jusque vers 170^e , et la baisse de la teinte se fait suivant une loi très complexe et extrêmement curieuse.

Les expériences suivantes ont été faites sur des dissociations de muscles frais (Grenouille, Dytique, Ecrevisse, Moule) d'épaisseurs de l'ordre du $1/10$ de millimètre. Les essais ont été faits en trois séries : à sec, dans l'eau et dans la glycérine.

A) *A sec*. — Les préparations sont mises dans une étuve à 15^e dont la température monte progressivement jusqu'à 170^e . La variation de la

1. Poissons de l'Adaja (Espagne) momifiés naturellement. Cf. Procès-verbal, 27 nov, 1906, *Bull. Soc. Zool. France*, p. 132.

température t en fonction du temps $\frac{dt}{dT} = \frac{10-15^\circ}{30 \text{ minutes}}$ environ : la dissociation, fort mince, a donc tout le temps nécessaire pour atteindre l'équilibre thermique avec l'atmosphère de l'étuve. Les préparations sont examinées pendant l'expérience à intervalles plus ou moins fréquents.

L'allure générale de la variation de la teinte est la suivante : de 15° à 40° , aucune modification (avec une approximation d'une soixantaine de $\mu\mu$) ; de $45-50^\circ$ à $55-60^\circ$ environ s'observe une baisse de la teinte, baisse partielle, qui s'accompagne d'une rétraction de la préparation. Il y a ici une variation sensible de l'épaisseur e , mais *a priori* la variation de e ne paraît pas être la seule cause de la variation de produit eX : il semble bien que X baisse également.

A partir de $55-58^\circ$ jusque vers $90-95^\circ$, pas de baisse sensible. La préparation ne paraît plus se rétracter.

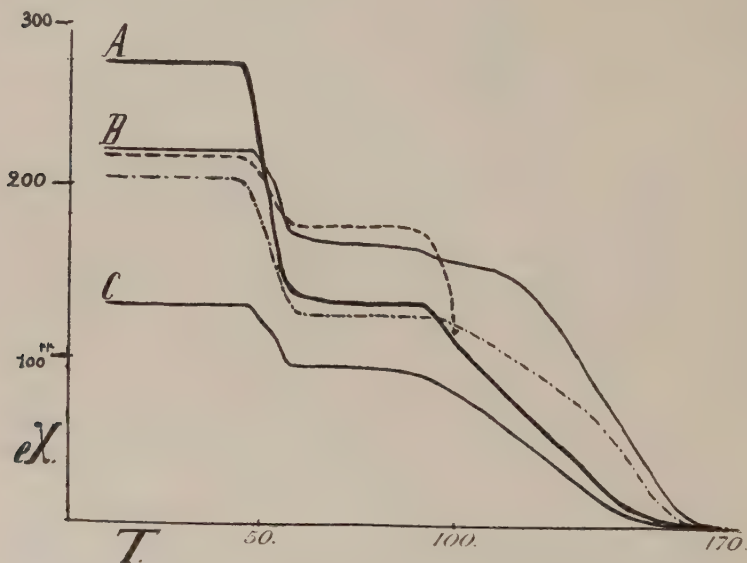


Fig. 72. — Variations thermiques de la biréfringence.

Vers $95-100^\circ$ commence une seconde baisse très importante, qui se continue avec plus ou moins d'irrégularités, mais sans interruption, jusque vers $150-170^\circ$, où la biréfringence a totalement disparu. Ici, la baisse a porté sur la biréfringence X , l'épaisseur e n'ayant pas subi de modifications considérables, et en tout cas *ne s'annulant jamais*.

A ce stade, la striation est encore nettement visible en lumière naturelle sur les fibres striées : il y a souvent des phénomènes de dépolarisation assez accentués sur les bords des fibres en lumière polarisée.

Voici, à titre d'exemple, les principaux points de la marche de quelques expériences, montrant l'allure de la variation entre $+ 15^{\circ}$ et $+ 170^{\circ}$.

L'évaluation des teintes a été faite à l'estime, la préparation recouverte d'un quartz teinte sensible, et par comparaison avec un compensateur ordinaire en biseau : elle est donc très approximative, quoique suffisante pour indiquer l'allure de la variation.

Nature de la préparation	Courbe correspondante	Temps	Température	Valeur approximative de (e. X.)
Muscles fléchisseurs de l'abdomen, <i>Astacus</i> .	A	0	$+ 15^{\circ}$	275 $\mu\mu$
		20 minutes	35°	275
		1 h.	48°	175
		1 h. 45	70°	125
		3 h. 15	90°	127
		4 h.	110°	75
		4 h. 30	140°	10 ?
		—	170°	0
Moteurs de l'aile <i>Dytiscus</i> .	B	0	$+ 15^{\circ}$	225
		1 h.	40°	225
		1 h. 15	47°	225
		1 h. 35	53°	200
		2 h. 10	56°	175
		2 h. 50	70°	165 ?
		—	96°	155
		3 h. 30	110°	150 ?
		—	170°	0
Moteurs de l'aile <i>Dytiscus</i> .	C	0 h.	$+ 15^{\circ}$	125 $\mu\mu$
		1 h.	40°	125
		1 h. 15	47°	125
		1 h. 35	53°	100
		2 h. 10	56°	85 ?
		2 h. 50	70°	85
		—	95°	75
		3 h. 30	110°	60
		—	170°	0

B) *Dans l'eau*. — Une dissociation fine de muscle sur un fragment de lamelle est enfermée dans un petit tube plein d'eau, lequel tube

est immergé dans un bain-marie de glycérine que l'on chauffe lentement.

L'allure de la courbe de variation de eX de $+15$ à $+100^\circ$ est la même que pour la préparation à sec : une première baisse aux environs de $45-50^\circ$, et le commencement d'une seconde à l'ébullition de l'eau. L'expérience ne pouvant se continuer au delà de 100° , on n'arrive pas à la disparition totale de la biréfringence.

C) *Dans la glycérine.* — Même procédé, avec bain-marie de glycérine. Même résultat qu'à sec, jusqu'à $+170^\circ$.

Le graphique ci-joint (fig. 72) montre les courbes obtenues pour diverses préparations à sec, dans l'eau, dans la glycérine, et permet de juger de leur concordance d'allure : quel que soit le point de départ comme teinte, on retrouve toujours les deux baisses indiquées, plus ou moins accentuées et plus ou moins régulières.

Dans les régions épaisses des préparations, on voit parfois des points dont le eX paraît ne pas varier suivant la loi indiquée, et qui quelquefois sont encore biréfringents vers $160-170^\circ$. Cela tient à ce que ces régions par suite de leur épaisseur, mettent un temps plus considérable à atteindre l'équilibre thermique avec le milieu : ils sont en retard sur la chauffe. Si la variation de température est très lente, ce phénomène disparaît.

Pour l'interprétation des variations thermiques de la teinte, il est intéressant de les comparer aux points de coagulation des divers albuminoïdes musculaires. En effet Lambling donne, d'après Halliburton les valeurs suivantes :

Point de coagulation du :

Paramyosinogène.	47°
Myosinogène . . .	56°
Myoglobuline . . .	63°
Une albumine . . .	73°
Myoalbumose . . .	non coagulable.

Il semble donc que la coagulation des deux premiers corps ait une influence sur la variation de teinte (1) ; quant à la température de 170° on sait qu'elle peut être considérée comme une limite élevée, mais non invraisemblable, de décomposition d'albuminoïdes.

1. Cette relation thermique entre la biréfringence et les composants de la myosine est d'ailleurs parfaitement d'accord avec les résultats de Schipiloff et Danilewsky, Nasse.

Il est donc possible d'expliquer au moins la plus grande part de la variation thermique complexe de la teinte, par la coagulation puis la décomposition de certains composants du muscle.

3° *Congélation*. — Je rappelle que Newmann a montré qu'une fibre striée de Grenouille congelée, devient totalement biréfringente. Il y a là des phénomènes complexes de congélation des liquides musculaires et de l'eau en particulier, dont la biréfringence propre en cet état peut masquer la biréfringence des disques Q. Je n'ai pas eu l'occasion de refaire ces expériences.

Action de divers agents chimiques

Les expériences ont été effectuées sur un ou plusieurs des matériaux suivants :

Muscles striés :

Vertébrés : Grenouille (gastrocnémien, triceps fémoral).

Gros-bec, *Loxia sp?* (pectoraux, fléchisseurs des doigts).

Arthropodes : Ecrevisse (fléchisseurs abdominaux, muscles des pattes et des pinces).

Dytique (moteurs des ailes et des élytres).

Muscles lisses

Mollusques : Moule (adducteur postérieur).

Escargot (pied).

Les réactifs chimiques peuvent être divisées d'après leur action en deux groupes :

- a) réactifs chimiques capables d'annuler complètement la teinte ;
- b) réactifs incapables d'annuler la teinte, ne la modifiant que peu ou pas du tout.

Pour le premier groupe, il est à peu près inutile de faire les mesures complètes de biréfringence, et l'examen de la teinte suffit largement : l'épaisseur ne subissant que de faibles variations et *ne s'annulant jamais*, il est clair que la teinte zéro doit correspondre à une biréfringence zéro. Les variations de l'épaisseur sont négligeables par rapport aux variations de X , si l'on ne considère que le résultat final.

Pour le deuxième groupe, nous sommes obligés de nous contenter de

l'examen global de la teinte : en effet il nous est à peu près impossible d'évaluer les variations d'épaisseurs de la fibre sous l'influence des réactifs (variations telles que la rétraction transversale sous l'action de la glycérine par exemple) nous devons faire l'approximation de considérer cette épaisseur comme constante, avec l'indication toutefois que cette épaisseur peut subir des variations très légères positives ou négatives suivant que le réactif est hypo ou hypertonique. L'essentiel dans ces conditions est de constater que les réactifs n'arrivent pas à produire une baisse continue de la teinte, baisse que l'on pourrait toujours faire arriver au zéro en prolongeant suffisamment le temps de l'expérience.

Les mesures de teintes ont été faites à l'estime, avec un quartz teinte sensible, bien entendu sur des endroits nettement repérés des préparations. Je passe d'ailleurs rapidement sur toutes ces observations dont beaucoup ont déjà été faites, sous des formes un peu différentes, par les auteurs précédents.

1° Réactifs capables d'annuler la teinte.

Acides. — Comme les divers auteurs précédents l'ont déjà indiqué, la plupart des acides, minéraux ou organiques, détruisent plus ou moins vite la biréfringence (1). La marche de l'attaque doit être envisagée :

NO^3H , SO^4H^2 , HCl , l'acide acétique, concentrés, annulent la teinte en quelques secondes ; l'acide formique et l'acide picrique, concentrés, un peu plus lentement. Le point important est que la disparition de la biréfringence paraît précéder, dans l'attaque de la fibre par l'acide, la disparition de la striation en lumière naturelle.

L'action de quelques-uns de ces réactifs est fort intéressante et instructive, particulièrement dans le cas de NO^3H .

NO^3H pur éteint en quelques secondes la biréfringence ; on voit une zone obscure s'étendre rapidement en se déplaçant dans les fibres à la façon d'une onde longitudinale : la fibre est attaquée par les bouts. Si maintenant on lave à l'eau une préparation qui vient d'être éteinte de la sorte, on constate que la biréfringence reparaît légèrement, pendant quelques minutes, puis disparaît lentement si on laisse les choses en l'état. Le signe optique ne paraît pas avoir changé, non plus que les

1. Voir Nasse : L'acide salicylique par exemple « die optischen Eigenschaften nicht merklich verändern ». Il est probable qu'il n'y a là qu'une question de temps, et que l'action de l'ion H doit être générale.

positions d'extinction. La même préparation, où la biréfringence a réapparu par l'eau, peut de nouveau être éteinte par NO^3H , et « rallumée » encore par l'eau : on peut effectuer cette opération d'extinction et de rallumage, sur la même préparation, une dizaine de fois à la suite. La réaction va mieux si l'eau est très légèrement alcalinisée (1).

La chose est encore plus nette si, au lieu d'attendre, dans la première attaque par NO^3H , l'extinction totale de la préparation, on la traite par l'eau alors qu'il y reste encore une petite plage biréfringente : on constate alors que l'action de l'eau a augmenté considérablement la superficie de cette plage. On peut ensuite la diminuer jusqu'à sa valeur primitive par une nouvelle addition de NO^3H , puis la réaugmenter par l'eau, un certain nombre de fois de suite.

Quel est le mécanisme de ce phénomène ? Le détail de l'action de NO^3H sur le muscle est certainement complexe mais les phases principales peuvent en être comprises facilement : il y a d'abord dans une première phase, coagulation des albuminoïdes ; puis dans une seconde dissolution d'un certain nombre d'entre eux, accompagnée de phénomènes de nitration. On se rend parfaitement compte de ces deux phases sur un fragment de muscle plongé dans NO^3H : il passe d'abord au blanc opaque (à l'examen macroscopique en lumière naturelle) correspondant certainement à une coagulation : puis il redevient peu à peu transparent en prenant la teinte jaune caractéristique de la réaction xanthoprotéique, ce qui représente le début de la dissolution et de la nitration. La disparition de la biréfringence *se fait au début de cette deuxième phase*.

Or, le fragment de muscle transparent et jaune, plongé à ce moment dans l'eau, redevient opaque et blanchâtre : il semble donc que l'eau agisse en arrêtant la dissolution, et en précipitant une partie de ce qui a déjà été dissous.

L'action dissolvante des acides sur la substance biréfringente ne paraît d'ailleurs pas douteuse (sans compter, bien entendu le passage à l'état de syntonines), après les expériences de Schipiloff et Danilewsky. Il est assez facile de se rendre compte de cette action en évaporant à froid sur un fragment de lamelle de l'acide acétique ayant « éteint » une fibre musculaire : on obtient une série de formations cristallines (microscopiques) dont la plupart sont certainement d'origine intramus-

1. Ce phénomène de rénovation n'est pas spécial à NO^3H et n'a pas été signalé jusqu'ici que pour d'autres acides. Mais NO^3H est particulièrement intéressant par le fait que l'on peut mieux établir avec lui la théorie du phénomène.

culaire ; c'est l'expérience même de Schipiloff et Danilewsky, l'acide seul change.

Sans entrer dans l'étude de ces cristaux, étude qui relèverait de la microchimie, je ferai remarquer combien l'action successive de NO_3H et de l'eau, que nous avons rapportée plus haut, rend improbable l'action d'une tension sur la distribution de corpuscules ou de molécules isotropes dans la substance biréfringente : on peut concevoir des corpuscules anisotropes reconstitués, après un début de dissolution, dans des azimuths à *peu près* concordants avec leur orientation primitive (la biréfringence perd d'ailleurs toujours de l'intensité dans cette opération), mais il est difficile de s'imaginer la substance en état de tension réprécipitée à l'état de tension avec ses granules isotropes encore distribuées de la même façon que précédemment.

Engelmann considère l'action des acides comme un gonflement de la fibre, ou mieux de ses inotagmes : « Quand une fibre striée est gonflée par un agent chimique (eau, divers sels, acides, alcalis) elle se raccourcit et s'épaissit avec une diminution correspondante de sa biréfringence ». J'avoue ne pas comprendre la réversibilité que nous venons de signaler à la lumière de cette indication (1).

Tout nous ramène donc aux corpuscules ultramicroscopiques ou amicroscopiques primitivement anisotropes.

Bases. — KOH et AmOH détruisent également la biréfringence, paraissant agir, comme les acides, par dissolution.

Sels. — Les sels ont été longuement étudiés par Nasse. Je signalerai que HgCl_2 concentré éteint les préparations en quelques secondes (2) AmCl à 5 0/0 détruit également la biréfringence, mais lentement : malheureusement, lorsqu'elle a totalement disparu au bout d'une vingtaine d'heures, la striation a également disparu ; ce sel avec cette concentration a de l'intérêt puisque c'est par lui que se fait l'extraction soit disant complète et inoffensive pour la biréfringence de la myosine,

1. Voir Nasse, qui agite longuement cette question de la rénovation de la biréfringence musculaire (page 27) à propos d'un phénomène analogue signalé par Müller pour du tissu conjonctif.

2. Au point de vue pratique, on voit qu'il est impossible de tirer des documents certains d'une étude de la biréfringence musculaire basée sur des préparations fixées par un fixateur altérant la biréfringence. Les liquides de Flemming, Bouin, Zenker, etc., sont donc à proscrire complètement dans ce cas : on ne sait pas ce que l'on a modifié dans la fibre. Or, beaucoup d'auteurs ayant traité, au point de vue histologique, de la biréfringence musculaire, ont employé des pièces fixées de la sorte. Même en comptant sur la « rénovation » partielle de la biréfringence par le lavage ou l'alcool (s'ils arrivent assez tôt) on voit que de telles observations n'ont aucun sens.

dans le procédé Danilewsky. C'est une relation de plus entre la famille de la myosine et la biréfringence.

Pepsine. — La biréfringence sous l'action de la pepsine disparaît totalement en quelques minutes : il est à remarquer que la pepsine doit être légèrement acidifiée, mais que l'action de disparition ne paraît pas due à l'acide, très dilué, et dont le temps d'action, isolément est beaucoup plus considérable. Cette action de la pepsine est extrêmement intéressante vis-à-vis de la nature albuminoïde du corps biréfringent.

2° Réactifs incapables d'annuler la teinte.

Alcools. — L'alcool éthylique absolu ne modifie pas sensiblement la teinte même après immersion d'une dizaine de jours. Il est à noter que la fibre est rétractée légèrement. L'alcool à 43°, connu comme agent de dissociation pour les fibres musculaires, ne donne aucune altération non plus (durée de l'expérience 20 jours).

Des fibres musculaires d'un adducteur d'une *Yoldia* provenant de l'expédition Quoy et Gaimard (1835) et conservée depuis cette époque dans l'alcool à 50° environ, n'ont pas montré une biréfringence d'un ordre de grandeur différent de celui de fibres fraîches d'adducteur d'un *Lamellibranche*.

L'alcool amylique altère la fibre même et il est difficile de préciser son action.

La glycérine n'a aucune action. C'est certainement le milieu le plus commode pour conserver des préparations anatomiques de muscles biréfringents : les immerger *sans fixation* dans de la glycérine pure ou formolée (5 0/0). L'inconvénient est que ce liquide pénètre mal, il ne faut y mettre que de petites pièces. Nous conservons ainsi dans la glycérine formolée des fibres musculaires depuis plusieurs années sans que la teinte ait subi de baisse sensible.

Il est à remarquer que ces divers alcools rétractent les fibres, et que par conséquent l'épaisseur doit être considérée comme baissant très légèrement.

Chloroforme. — Aucune action.

Formol. — Aucune action si le formol est neutre.

Ethers. — L'éther éthylique, pur, ne modifie pas la teinte. Un mélange d'éther et d'alcool à 90° paraît la diminuer légèrement, mais la variation est si faible que même après une immersion de plusieurs semaines je n'ai pu l'évaluer avec précision; l'épaisseur décroît un peu par rétraction.

Xylol. — Aucune action sensible.

Essence de cèdre. — Aucune action. Des préparations de muscle fixées à l'alcool, déshydratées à l'alcool absolu et montées dans l'essence de cèdre ont conservé une teinte à peu près constante (ceci, bien entendu, sans aucune coloration. Les colorants en général altèrent ou masquent la biréfringence).

Eau. — L'eau paraît, au voisinage de 100°, agir comme un destructeur ou un dissolvant faible et partiel de la substance biréfringente. Cette action s'ajoute à l'action thermique. L'eau dans laquelle a bouilli un fragment de fibre laisse déposer des formations cristalloïdes de trois espèces; en outre, la baisse de la teinte d'une fibre au voisinage de 100° est peut-être plus accentuée dans l'eau qu'à sec.

On peut ajouter comme n'ayant aucune action sur la teinte toute la série des réactifs que nous avons employés dans l'étude de la dépolari-sation : essences de bergamotte, de girofles, huile d'olives, huile de ricin, benzine, créosote, essence d'amandes amères, bromure de naph-taline, etc.

Conclusions.

L'action des divers réactifs, tant physiques que chimiques, justifie les conclusions suivantes sur la nature et l'état de la substance biréfrin-gente :

1° Les éléments biréfringents les plus importants de la fibre sont constitués par un ou plusieurs albuminoïdes en relation très probable avec les composants d'une myosine, et dont les principaux ne sont pas décomposés avant une température relativement élevée et voisine de 170°.

Nous n'insistons pas sur ce point, étant donnée l'importance des tra-vaux de nos devanciers dans ce sens.

2° Si la biréfringence est due à plusieurs corps, les graisses biréfrin-gentes ne jouent qu'un rôle très effacé (pas d'action de l'éther, action totale de la pepsine).

3° Dans la fibre striée, les corps biréfringents ne forment pas la tota-lité des disques Q, les striations pouvant subsister en lumière naturelle à la disparition de la biréfringence (NO²H surtout) : il est donc probable que les substances absorbantes qui rendent visible le disque Q sont dis-tinctes des substances biréfringentes.

4° La biréfringence de certains articles de la fibre striée n'est pas due à des phénomènes d'hydratation ou de déshydratation, puisque la des-

siccation, l'alcool absolu, etc., ne produisent aucune modification optique, ni dans les disques biréfringents, ni dans les disques monoréfringents.

5° Un certain nombre d'observations (rénovation de la biréfringence avec le même signe, et peut être aussi la constance de teinte sous l'action de la dessiccation et de certains réactifs hypertoniques qui pourraient amener des perturbations profondes des tensions internes (1)) semblent contraires à l'admission que la biréfringence est l'effet d'une distribution symétrique, sous l'effet d'une tension, de molécules ou de corpuscules isotropes, l'admission de molécules ou de corpuscules anisotropes paraît au contraire plus immédiatement applicable.

Considérations théoriques.

Rassemblons toutes les données théoriques que nous ont apportées les diverses observations et expériences précédentes sur la biréfringence musculaire.

1° Les expériences de tension nous ont montré que nous avons affaire à un *système polyphasique complexe*, dans lequel interviennent une première substance (ou un premier groupe de substances) qui est biréfringente à l'état ordinaire, dans les conditions physiologiques, dans la période qui correspond à l'extension dans nos expériences, et une seconde substance qui est *anormalement* biréfringente et dont la réaction optique se montre dans la période d'étirement, lorsque la fibre est soumise à des elongations qu'elle ne doit pas rencontrer dans les conditions usuelles.

2° Pour la première phase, la plus intéressante à l'heure actuelle puisqu'elle est la seule normale, il n'est guère possible de considérer que

1. Comparer avec les conclusions de Quincke (1904) sur les biréfringences des gelées en train de se contracter ou de se gonfler : « Des prismes, des sphères et des cylindres de gelée qui se gonflent dans l'eau montrent dans la couche extrême une biréfringence positive temporaire, et tout à côté, à l'intérieur, une biréfringence négative temporaire, à axe optique normal à la surface. Pendant la contraction dans l'air, l'alcool, la glycérine, la biréfringence est négative à l'extérieur, positive à l'intérieur avec l'axe optique normal à sa surface, et toujours temporaire ». « Quand on alterne le gonflement et la contraction, la biréfringence positive de la gelée change de signe en passant par zéro et inversement. » (Trad. Lugol). La biréfringence musculaire n'est nettement pas assimilable à la biréfringence d'une gelée déformée.

la biréfringence soit due à la distribution régulière, par une déformation de tension, de molécules ou de corpuscules ultramicroscopiques *isotropes* (action de l'écrasement, action de certains réactifs) : il semble y avoir nécessité d'admettre la préexistence d'un substratum anisotrope, constitué soit par les molécules elles-mêmes anisotropes, soit, ce qui est plus vraisemblable, par des particules anisotropes plus grosses que les molécules ; la tension interne de la fibre peut être suffisante, mais n'est pas nécessaire pour expliquer dans tous les cas l'orientation de ces particules : nous reviendrons plus loin sur ce point.

3° Les substances biréfringentes de cette première phase sont constituées exclusivement ou presque exclusivement par des albuminoïdes, en relation probable, comme l'ont établi divers auteurs, avec des composants d'une myosine.

4° La substance biréfringente n'est probablement pas une des substances absorbantes, localisables dans les fibres striées que nous avons étudiées dans le chapitre de spectroscopie. En effet : *a*) le myosine, d'après Soret, n'a pas de bandes correspondantes à celles que nous avons décrites ; *b*) la striation peut subsister à la disparition de la biréfringence (NO^3H , fixateurs histologiques divers, etc.).

5° Ces résultats peuvent s'interpréter aussi bien en faveur d'une théorie de disdiaclasses cristallins que d'une théorie de biréfringence accidentelle (ils n'excluent en effet qu'une certaine catégorie de ces biréfringences accidentelles, celles dues à la distribution symétrique de corpuscules isotropes) ou même que d'une autre théorie. Nous avons indiqué plus haut que ces deux théories, entre autres, reviennent absolument au même comme effets dans les conceptions modernes de la plupart des biréfringences accidentelles, puisqu'elles dépendent l'une et l'autre de l'existence de corpuscules ultra ou amicroscopiques anisotropes. Il est inutile d'insister sur ce point.

6° Nous avons indiqué, dans le courant de ce chapitre, diverses analogies avec les cristaux liquides. Mais au sens strict des dernières définitions, telles qu'elles résultent des discussions célèbres entre Lehmann, Tammann et Quincke, on ne doit pas considérer la fibre musculaire comme constituant directement un « flüssige Krystalle » ; la caractéristique de celui-ci est en effet l'homogénéité, tout au moins chimique, homogénéité qui n'a point d'existence dans la fibre musculaire. A la rigueur, on pourrait envisager celle-ci comme un mélange où interviendraient des substances se comportant à la manière des « flüssige Krystallen » et constituées par des composants d'une myosine, à côté d'autres corps qui ne seraient pas biréfringents à l'état ordinaire et qui serviraient en quelque sorte de médium aux premiers : un système

polyphasique dont une phase serait représentée par un ou plusieurs cristaux liquides. Cette théorie évidemment séduisante rappelle et met en évidence la propriété fondamentale commune aux deux biréfringences, celle du muscle et celle du cristal liquide, et qui est cette remarquable homéotropie de leurs corpuscules anisotropes fondamentaux résistant à la suppression des liaisons externes des substances qui les portent. Cette homéotropie n'existerait pas dans un « liquide mixte » quelconque. Mais il faut se demander si cette assimilation s'accorde complètement avec un certain nombre de conditions spéciales, telles que celles indiquées pour les disques Q des fibres striées par diverses autres propriétés optiques : On sait en effet que s'il existe des différences entre Q et I, il n'est pas possible de mettre en évidence (indices de réfraction, ultra-microscope, ultra-violet) dans la fibre un contact discontinu tel qu'une membrane de séparation analogue à Z entre ces deux stries, et que probablement les propriétés varient d'une manière plus ou moins progressive au passage de l'une à l'autre. Or si le cristal liquide est vraiment homogène, comme l'admet Lehmann, son homogénéité nécessiterait une discontinuité à la limite du cristal, et nous serions alors forcés soit d'envisager la subdivision de ce cristal ou un certain nombre de petites unités séparées, et dont la juxtaposition peu régulière simulerait l'absence de discontinuités, conception qui, malgré son accord avec la théorie histologique des fibrilles, n'en a pas moins l'intérêt négligeable des pures hypothèses : soit de nous reporter sur l'hétérogénéité de la fibre et d'admettre que les limites discontinues des flüssige Krystallen seraient masquées par des variations progressives d'une autre des substances de la fibre, ce qui est plus admissible si les indices et les dispersions des deux substances n'ont pas de différences trop grandes (1).

Un autre argument contraire à l'assimilation directe serait l'absence de dichroïsme naturel de la fibre musculaire, dichroïsme intense dans la plupart des cristaux liquides connus ; en outre le dichroïsme provoqué au moyen de colorants, essayé par Meigs sur les indications d'Ambrohn, ne paraît pas avoir réussi alors qu'il peut se produire dans beaucoup de cristaux liquides.

Il est donc plus prudent de surseoir provisoirement à l'assimilation complète de la substance musculaire à un cristal liquide tel qu'on le définit à l'heure actuelle, tout en spécifiant les points de ressemblance

1. Il est certain que ces considérations seraient parfaitement inutiles si l'hétérogénéité du cristal liquide, admise par Tammann et Quincke, était vraiment démontrée : l'assimilation de la fibre musculaire à un cristal liquide pourrait alors se faire plus facilement.

nombreux des deux systèmes : si l'on veut, la substance biréfringente musculaire représente une sorte de cristal liquide d'une forme inférieure.

7^o *Les causes de l'homéotropie.* — Nous avons vu que le phénomène de tension, c'est-à-dire la déformation élastique, naturelle ou provoquée, de la fibre, n'est pas nécessaire pour expliquer l'homéotropie des particules anisotropes, puisque cette homéotropie peut se produire lorsque la substance biréfringente est absolument libre. D'une manière générale, de telles orientations semblent pouvoir être produites par des champs de nature quelconque (magnétique, électrique, mécanique), dans diverses limites d'intensité bien entendu, pourvu que les particules libres de s'orienter aient par rapport aux propriétés vectorielles du champ des caractéristiques différentes du milieu qui les entoure, et que ces caractéristiques possèdent une loi de symétrie donnée dans chacune des particules. Je rappelle que, pour des cristaux liquides, on obtient une orientation particulière ou moléculaire (homéotropie contrainte) par un champ magnétique, par un courant électrique et même, dans certains cas, au moyen du faible champ mécanique développé par un mouvement de va-et-vient de la lamelle qui les recouvre.

Il n'y a aucune raison pour ne pas faire intervenir dans l'homéotropie de la substance biréfringente du muscle *in situ*, plutôt qu'un phénomène de tension, des champs magnétiques par exemple qui pourraient exister en certains points de ce muscle, et surtout cet important champ mécanique que créent les ébranlements du mouvement de la fibre : les premiers sont peut être négligeables comme effet, mais le dernier ne l'est sûrement pas.

CINQUIÈME PARTIE

CONSIDÉRATIONS DIVERSES SUR LA THÉORIE DE LA FIBRE MUSCULAIRE

CHAPITRE PREMIER

Résumé des recherches précédentes relatives à la théorie de la fibre musculaire

Structure physique de la fibre musculaire au repos

Résumons l'ensemble des principales caractéristiques que les recherches précédentes nous ont apportées sur la structure physique de la fibre musculaire en état de relâchement, avec les réserves d'usage, bien entendu, au sujet des généralisations que nous faisons ici.

Structure fondamentale

1° La fibre musculaire, lisse ou striée, possède *un substratum topographiquement général* (indépendant du sarcolemme), dont la seule propriété connue à l'heure actuelle est de posséder des groupements chromophores absorbant une bande violette sur **465** et, dans des fibres striées tout au moins, une bande ultra-violette tombant sur **275-280**. Je rappelle que le groupement absorbant **465** paraît exister dans toute la longueur de la fibre striée, aussi bien au niveau

des disques Q que des disques I ; c'est le seul qui puisse avoir une répartition comparable dans la fibre lisse et dans la fibre striée, puisque dans l'une et l'autre il n'est pas segmenté longitudinalement en des régions localisées de la fibre. Son caractère de groupement commun à diverses fibres, tout comme sa répartition concordante, semblent en faire un des groupements des plus importants du tissu musculaire, peut-être même, comme nous l'avons déjà exprimé, une condition nécessaire de la contractilité.

2° Sur ce substratum à position invariable se trouvent placés d'autres groupements moléculaires à position variable :

- a) *des dérivées sarcoplasmiques spécifiques ;*
- b) *des dérivées hématiques ;*
- c) *une ou plusieurs substances biréfringentes.*

Ces trois groupes de groupements moléculaires paraissent topographiquement à peu près généraux dans la fibre lisse (1), alors qu'ils sont nettement localisés aux disques Q de la fibre striée.

Le disque Q se trouve donc être physiquement homologué de la fibre lisse entière, alors que la strie I se caractérise vis-à-vis de celle-ci, par une simplification moléculaire.

3° Les *dérivées hématiques* sont caractérisées par des groupements chromophores voisins de ceux que possède le pigment sanguin de l'animal.

4° Les substances biréfringentes (ou plus exactement, le groupe de substances qui sont biréfringentes à l'état physiologique, pour les distinguer de celles qui peuvent devenir biréfringentes pendant des étirements anormaux et qui se confondent peut-être avec quelques-unes des dérivées sarcoplasmiques précédemment indiquées) paraissent en rapports avec des composants d'une myosine. Elles se présentent dans le muscle sous un état qui a de très grandes analogies avec celui d'un cristal liquide, leurs propriétés optiques devant être considérées comme relevant de la présence de particules ultra ou microscopiques anisotropes ; l'homéotropie de ces particules élémentaires peut être produite même lorsque la substance biréfringente est extraite de la fibre ; lorsque cette substance est en place dans la fibre, il est probable que son homéotropie est liée aux champs de forces mécaniques dérivant des ébranlements dus au mouvement de la fibre.

1. Avec les réserves qu'il faut faire pour les cas où le sarcoplasme *sensu stricto* se trouve isolé comme par exemple pour des fibres telles que celle des Nématodes où il y a une région fibrillaire contractile biréfringente et une région annexe isolée et éteinte.

Rapports relatifs de ces différentes substances

1° *Strie Q et strie I.* — Sur l'ensemble de la fibre striée, il est impossible de mettre en évidence un passage discontinu, tel qu'une membrane de séparation, entre Q et I : tout se passe comme si l'indice de réfraction variait d'une manière progressive et continue à la limite de ces deux stries. Je rappelle que Q est un édifice moléculaire beaucoup plus complexe que I. C'est lui en effet qui possède exclusivement les groupements sarcoplasmiques spécifiques, les groupements hématiques et les substances biréfringentes. Cette complexité se traduit à l'ultramicroscope, par l'éclairage diffus qui est perceptible au niveau de ce disque, et qui relève de l'existence d'une structure colloïdale granulaire à éléments plus considérables qu'à niveau de I.

3° *Strie Qh.* — La région médiane de Q présente souvent au niveau de Qh des différenciations optiques qui doivent être considérées comme dues à l'action de dénivellations de la surface de la fibre. Je rappelle que la strie Qh, obscure en lumière polarisée, disparaît à l'égalité d'indices entre la fibre et le médium, et que l'aspect présenté en lumière ultraviolette doit être considéré comme un phénomène annexe de franges.

4° *Strie Z.* — La strie Z se comporte comme une discontinuité d'indices, membrane possédant un indice de réfraction différent de celui des régions adjacentes, et facilitant de ce fait la formation de franges et les phénomènes de dépolarisation : je rappelle que l'éclairement de Z en lumière polarisée disparaît totalement à l'égalité d'indices entre la fibre et le médium externe, et que par conséquent, les lécithines admises par Schipiloff et Danilewsky à ce niveau ne doivent pas intervenir d'une manière efficace dans cet éclairement.

5° *Structure périodique transversale.* — La fibre paraît posséder dans certains cas une structure périodique transversale (dépolarisation au niveau de I, images ultraviolettes, etc.) qui correspond à une fibrillation longitudinale. Il est encore impossible de préciser physiquement la valeur de cette période, qui est peut-être inférieure aux longueurs d'ondes employées.

6° Un certain nombre de substances de la fibre (substances biréfringentes) ont un coefficient de rigidité assez faible, et se comportent, non comme des gelées solides, mais comme des substances assez fluides pour que les éléments qu'elles contiennent puissent s'orienter sans difficultés lorsque ces substances sont libérées de leurs principales

liaisons. Ces substances fluides doivent être reliées normalement à une charpente d'éléments non fluides dont les débris sont visibles, sous forme d'écheveaux, dans les expériences d'écrasement.

Relations avec les théories histologiques actuelles sur la structure de la fibre striée.

Les faits précédents sont les uns en accord, les autres en contradiction avec les diverses conceptions histologiques que les auteurs ont émises sur la structure de la fibre.

Sans insister sur le détail de ces nombreuses théories que le lecteur trouvera dans les *Revue du tissu musculaire* bien connues de Prenant, et sans entrer dans une discussion qui manquerait un peu de bases étant donné que la plupart des auteurs n'ont point poursuivi leurs recherches sur des muscles frais, je signalerai brièvement que :

1^o Les faits précédents sont contraires aux théories considérant que la striation musculaire n'est que le résultat, sur une structure physiquement ou chimiquement identique d'un bout à l'autre, d'effets optiques spéciaux dus à des réflexions totales (Haycraft, Klein) ; ou à des hélices ou des spirales totalement biréfringentes (Marchesini, Ferrari, Munch (1)).

2^o Ces faits sont également contraires aux théories admettant l'existence d'une membrane de séparation définie entre les stries Q et I, telle que la membrane de Tourneux, le raccord entre « l'article contractile » et « l'article élastique » de la théorie de Ranvier, etc.

3^o Ils présentent un accord relatif avec les théories de Merckel qui considèrent l'existence d'un mélange de substances, les unes liquides, les autres solides, de propriétés différentes ; avec celles de Kühne, van Rees, qui admettaient l'état semi-liquide des plus importantes des substances musculaires ; avec celle de Mihaljowicz, pour qui les fibrilles étaient des tubes creux remplis de liquides.

4^o Ils sont relativement contraires aux théories qui considèrent comme identiques les compositions chimiques des stries Q et I, et les différences entre ces deux stries comme dues uniquement à des questions de densité, de concentration (Cf. Prenant, 1903).

1. Je n'envisage ici que les striations vraies et non pas les fibres à fibrilles hélicoïdales périphériques.

CHAPITRE II

Remarques diverses sur les conditions de la striation musculaire

On sait que dans les muscles l'« état strié » et l'« état lisse », tel qu'on peut les définir d'après les conditions histologiques, se distinguent généralement en outre par un certain nombre de caractéristiques physiologiques : un muscle strié en état normal possède en général une secousse élémentaire brève, tandis qu'un muscle lisse en possède une longue et soutenue. La téτανisation est produite dans le second par des excitations relativement écartées, dans le premier par des excitations à intervalles très courts, pouvant descendre à une très petite fraction de seconde ; la contraction physiologique du muscle *in situ* est un téτανos dans le muscle strié, tandis qu'elle n'est probablement qu'une secousse simple dans le second. Enfin, diverses distinctions sont apportées par des caractéristiques électrophysiologiques, telles que la loi des actions polaires de Pflüger qui s'inverse pour les muscles lisses. Une série d'intermédiaires cependant se trouvent au point de vue physiologique entre les deux états lisses et striés : on connaît des muscles lisses qui ont des secousses remarquablement brèves (pédoncule de Vorticelles) ; d'autre part, les muscles rouges des Vertébrés par exemple, ont une secousse relativement longue, pouvant se rapprocher davantage de celle des muscles lisses ordinaires ; enfin, dans des circonstances pathologiques, des muscles striés peuvent prendre certains caractères des muscles lisses : augmentation de la secousse, du temps d'excitation latente, inversion de la loi des actions polaires de Pflüger, etc., phénomènes que l'on tend à rattacher à la théorie de la « dualité fonctionnelle du muscle » (Bottazzi, Joleyko, Guerrini) (1).

1. Je renvoie sans insister sur ces questions de dégénérescence musculaire aux analyses des travaux de Guerrini que j'ai données dans l'Année Biologique (1906-1907).

Cette transformation physiologique est d'ailleurs corrélative d'une transformation histologique, et le muscle tend vers l'état lisse à l'un et l'autre points de vue.

En second lieu l'état lisse et l'état strié paraissent avoir ce que l'on pourrait appeler des *spécificités topographiques* : il y a relativement peu d'organismes dont la musculature soit entièrement lisse ou entièrement striée ; dans la grande majorité des cas, dans un même organisme, la répartition de ces deux tissus n'est pas indifférente et leurs localisations sont bien délimitées.

Je ne rappelle que pour mémoire l'ancienne division, basée sur l'anatomie humaine, et qui faisait appeler « muscles volontaires » les muscles striés, « muscles involontaires ou de la vie végétative » les muscles lisses.

Aujourd'hui la plus grande majorité des auteurs (Eimer, et aussi Prenant, Marceau, Dakin, etc.) s'accordent à considérer qu'au point de vue topographique, un muscle a *d'autant plus de chances d'être strié que le mouvement de l'organe commandé par lui est plus rapide*, ce qui n'est évidemment qu'une autre expression de la brièveté de sa secousse.

On pourra se rendre compte des conditions topographiques de la striation par la liste que nous donnons ci-joint, et qui résume la plupart des cas de muscles striés actuellement connus dans l'ensemble du règne animal. Nous y avons noté avec un point d'interrogation (?) les cas controversés, avec le signe (*sh*) les fibres dans lesquelles il y a, non une vraie striation transversale, mais une « striation hélicoïdale » : ce cas prête en effet à l'équivoque, du fait qu'il peut être dû, soit à des fibrilles lisses enroulées en hélice (muscle à double striation oblique), soit à de fausses fibrilles hélicoïdales simulées par des stries Q régulièrement décalées les unes par rapport aux autres, et appartenant à des fibrilles longitudinales vraiment striées (1).

Les cas de striation dument transversale avec des disques Q bien constatés ont été notés (*s/s*) pour les muscles où une striation du type

1. Il est à noter qu'un assez grand nombre des cas de striation que nous citons n'ont pas été étudiés sur le matériel vivant ou frais ; et que les renseignements se rapportent le plus souvent à la seule localisation de la « substance colorable » des histologistes. Il n'est pas démontré qu'il n'existe pas des muscles striés au point de vue « substance colorable » et non striés au point de vue de la substance biréfringente par exemple ; sans qu'il me soit possible d'affirmer jusqu'ici d'une manière précise l'existence d'une telle « striation incomplète », je dois dire cependant que je la soupçonne dans certains cas de muscles striés d'invertébrés.

simple (alternances de stries Q et de stries I) a seule été observée jusqu'ici, et *etc* pour ceux où la striation est du type complexe (présence de Z).

Répartition de la striation musculaire.

Protozoaires. — Des striations de myonèmes ont été signalées chez des Grégarines (Van Beneden, 1871), ainsi que dans le flagelle du Noctiluque (?) (Prenant, p. 103, 1903); mais il est probable que les unes et les autres n'ont aucun rapport avec la striation telle qu'on l'observe dans un muscle strié : le flagelle de Noctiluque en particulier possède un aspect tout à fait différent.

Cœlentérés. — 1° Striation simple (*st?*s) dans les muscles orbiculaires de l'ombrelle des méduses d'*Aurélia* (Schultze, Brücke, Virchow), de *Pelagia* (Kolliker) (d'après Marshall, 1888);

2° Musculature circulaire de l'ombrelle du gonozoïde de *Plumularia obliqua* Saunders (*sts*); par contre dans *Sertularia operculata*, il n'y a pas de striation (M^{me} Moiz, 1904);

3° Cloches natatoires des Siphonophores (d'après Prenant, 1901).

Vers. — 1° Ventouse de *Polystomum* (*sh*) à double striation oblique (Fol, 1896). Musculature d'un Trématode tristomien (*st*) (Cerfontaine d'après Prenant, 1904);

2° Musculature pariétale des Annélides (*sh*) à double striation oblique : *Arenicola*, *Nereis* (??) (Mettenheimer, d'après Fol; Schwalbe, Rohde), *Protula* (*st*) (Jourdan);

3° Muscles du pharynx de divers Polychètes (*st*) (à signaler particulièrement le pharynx de certains Syllidiens (Haswell, Malaquin Prenant) dont les fibres renferment un nombre extrêmement restreint de stries Q grosses et espacées);

4° Hirundinées. — Muscles des ventouses (*sh*) (Fol).

Vermidiens. — 1° Bryozoaires : grands rétracteurs des Ectoproctes; muscles des aviculaires des Chilostomidés (*st?*) (Cf. Delage-Hérouard, *Vermidiens*, pp. 52-95);

2° Rotifères : principaux muscles du corps dans quelques formes très actives : *Synchaeta*, *Pterodina*, *Triarthra* (Hartog, p. 206). Muscles des appendices de *Pedalion*; rétracteurs du pied dans quelques formes (Delage-Hérouard, pp. 185-226). Musculature du mastax (de Beauchamp);

3° Kinorhynches : muscles pariétaux et muscles de la trompe de l'Echinodère (Delage-Hérouard, p. 238);

4° Brachiopodes : adducteur inférieur (les autres muscles sont lisses) (Delage-Hérouard, p. 265);

5° Priapulides (seuls parmi les Géphyriens) : muscles pariétaux (*stc*?) et rétracteurs du bulbe (*sts*) (Scharff, Apel, Schauinsland) (fig. 73-74);

6° Chœtognathes : toute la musculature du corps (*Sagitta*, *Spadella*) (*stc* et *sts* suivant les cas d'après E. Perrier).



Fig. 73.

Rétracteurs de l'introvert, *Priapulus caudatus*. S. Sarcoplasme. Hematox. ferrique orange.

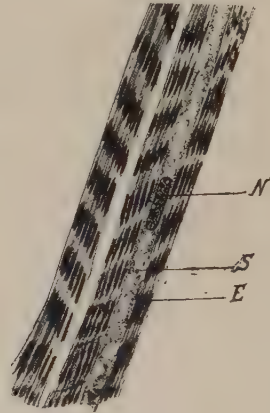


Fig. 74.

Musculature tégumentaire, *Priapulus caudatus*. N. noyau; S. sarcoplasme. E. écorce fibrillaire. Hematox. ferrique orange.

Arthropodes. — La musculature des Arthropodes est presque entièrement striée à l'exception d'un tout petit nombre de muscles spéciaux, à l'état normal tout au moins (1). La striation est toujours du type transversal et complexe (stries Q, stries Z).

Mollusques. — 1° La musculature cardiaque est striée, mais suivant des types très divers, *sh*, *sts*, *stc* (Prenant, Haller, Marceau, Vigier, Vlès, etc.).

a) Striation transversale simple :

1. Cf. Vosseler. Je signalerai, comme lisse, la musculature du *Péripatus* (*Cambridge Nat. Hist.*).

Anodonta, *Mytilus* (Vigier); *Gryphæa* (Vlès); *Nucula* (Vigier et Vlès); *Unio*, *Anomia*, *Cardium*, *Donax*, *Isocardia*, *Mactra*, *Pholas*, *Pinna*, *Tapes*, etc. (Marceau); *Arion* (Marceau); *Helix* (Prenant); *Fissurella* (Haller); *Limnea*, *Pterotrachea*, *Scaphander*, *Aplysia* (Marceau); *Patella* (Marshall);

b) Striation transversale complexe avec Z :

Chiton (Vigier et Vlès); *Haliotis*, *Buccinum*, *Hyalæa*, *Loligo*, *Sepia*, *Sepiola*, *Octopus*, *Eledone*, *Pecten*, *Lima*, *Ostrea*, *Ensis*, etc. (Marceau);

c) Fausse striation due à des fibrilles hélicoïdales :



Fig. 75.

Fibre musculaire striée, cœur de *Gryphæa*, hématox. ferrique orange.

Nassa (Mader); divers types décrits comme possédant des fibrilles hélicoïdales (*Cardium*, *Dosinia*, *Solen*, *Tellina*) ont été ramenés au type à striation vraie, avec fibrilles longitudinales, mais stries décalées (Marceau). Guérin admet, contrairement à Marceau, *sh* dans *Loligo* et *Sepia*.

2° La *musculature des parois artérielles* a été signalée comme striée dans quelques cas :

Gastéropodes : *Arion rufus*, tronc commun des aortes près du cœur (Argaud), tronc hépato-intestinal ;

Céphalopodes : Aorte antérieure (Argaud) ; à mesure que l'on s'éloigne du cœur et qu'on se rapproche de la région de l'artère adhérente au tube digestif, les fibres striées disparaissent et sont remplacées par les fibres lisses : « lorsque l'artère possède un trajet libre, la structure est partout identique ; lorsqu'au contraire l'artère est accolée à un viscère, les fibres musculaires striées de la média disparaissent dans le secteur fixé. Ce fait est un exemple de différenciation anatomique en rapport avec la fonction » (Argaud, 1908).

3° *Adducteurs de Lamellibranches*. — On sait qu'il y a dans ceux-ci des portions striées et des portions non striées (Cf. Anthony et Marceau).

La portion striée répond, soit au type *stc* chez *Pecten*, *Lima*, dans lesquels l'adducteur est le moteur de progression, soit au type *sh* dans la plupart des autres cas (voir Anthony 1904, et Marceau, 1909).

4° *Muscles de bulbe buccal* des Amphineures (*Chiton*) ; des Gastéropodes, des Céphalopodes (Schwalbe, Fol). J'ai observé nettement le type *stc* chez *Haliotis*, contrairement à Marceau qui, (d'après Fol), considère le type *sh* comme général.



5° *Muscles du pied*. — Chez les Hétéropodes et les Pteropodes (Fol) *sh*. Muscles pédieux de la Nucule *sts* (orig.) (fig. 76) (1).



6° *Muscles du manteau* de Céphalopodes, *sh* (Ballowitz, Marceau) ; bords du manteau du *Pecten*, *st* (Dakin) ; bords du manteau de la Moule, *sts* (orig.).

7° *Muscles des bras* chez les Céphalopodes : muscles transversaux des tentacules des Décapodes *sts* (Guérin). Musculature longitudinale, bras, *sh* (Guérin) en général.

8° *Siphon* des Lamellibranches : muscles longitudinaux seuls (*sh*) dans *Lutraria*, *Tapes*, *Pholas* (Anthony).

Fig. 76. — Rétracteurs pédieux de *Nucula nucleus*, imprégnation métallique. En haut, décalage de l'hélice.

Echinodermes. — Les muscles striés des Echinodermes ont tous été controversés :

Adducteurs des pédicellaires buccaux.

Adducteurs des pédicellaires tridactyles.

» des piquants du périprocte des Echinides (Cf. Prenant, 1901).

Muscles entre les plaques ambulacraires (*sh*) d'*Ophiothrix* (Geddes et Beddard ; nié par Haswell. Cf. Marshall).

Prochordés. — Balanoglosse, musculature de la trompe (?) (Bateson, controversé par Spengel. Cf. Delage-Herouard).

1. L'aspect de la striation est hélicoïdal, mais des décalages brusque des stries rendent très improbable une striation par fibrille hélicoïdale.

Musculature générale des Salpes (*sts*) et des Doliolides (?) (*st*).

(Ussov, controversé par Uljanin. Cf. Delage-Herouard).

Muscles cardiaques des Ascidies (*sts*).

Muscles de l'ouverture cloacale des Botrylles (*sts*) (Seeliger, Thier Reich).

Myomères de l'*Amphioxus*.

Vertébrés : Myomères, musculature générale des membres (*stc*) muscles cardiaques.

Comme nous l'avons dit plus haut, cette répartition topographique de la musculature striée est d'accord, dans la plupart des cas, avec la répartition topographique des mouvements rapides : la musculature locomotrice des animaux qui sont de vifs nageurs (muscles pariétaux de Sagitta, adducteur du Pecten, myomères des Poissons, etc.), ou la musculature d'organes effectuant des mouvements alternatifs rapides (bulbes buccaux, cœurs, etc.) en sont de bons exemples. Cependant, si un muscle a d'autant plus de chances d'être striée que le mouvement de l'organe qu'il commande est plus rapide, cette condition, quoique vraiment d'une grande généralité et vérifiée dans beaucoup de cas, peut n'être pas toujours suffisante : nous avons en effet des exemples de muscles travaillant dans des organes à mouvements rapides, et étant cependant parfaitement lisses, alors que d'autres muscles, effectuant des mouvements plus lents sont striés. Je citerai comme exemples les muscles de la sole pédieuse d'un Gastéropode (*Haliotis*) qui effectuent, au passage des ondes de contraction locomotrices, des mouvements qui ne cèdent en rien comme rapidité apparente aux moteurs de la radula du même animal, et qui sont lisses alors que ces derniers sont nettement striés ; on peut citer également les fibres lisses des tentilles de certains Siphonophores (*Nectalia*) qui ont des rétractions très brusques ; le muscle pédonculaire des Vorticelles dont la contraction est bien connue, et qui n'offre pas non plus de trace de segmentation aussi bien en lumière polarisée qu'en lumière naturelle. En face de ces deux derniers muscles lisses à contraction très brusque, on peut opposer les muscles cardiaques des Mollusques ou des Ascidies qui sont striés, et dont les phases de la contraction sont assez lentes pour pouvoir être très facilement suivies de l'œil (1)

Le rythme du mouvement peut être dans certaines occasions envisagé comme circonstance adjuvante : il semble que pour un muscle le

1. Voici les exemples de l'ordre de grandeur des cycles de contraction normale (systole et diastole) rythmique de divers muscles striés d'inverté-

mouvement alternatif régulier, systole et diastole (comme l'ont les plexus musculaires cardiaques dans la grande majorité des cas), puisse entrer en ligne de compte. Cependant l'exemple des muscles pédieux des Gastéropodes montre que cette condition n'est pas non plus toujours suffisante.

Une autre condition qui me paraît extrêmement importante et qui à ma connaissance n'a pas été envisagée jusqu'ici, est *la liaison des mouvements du muscle : un muscle a d'autant plus de chances d'être strié que son mouvement est assujéti à des liaisons mécaniques plus étroites, et a moins de degrés de liberté.*

Envisageons sommairement les grandes lignes de la mécanique musculaire :

Si l'on rapporte le mouvement d'une fibre musculaire à l'une de ses insertions prise comme point fixe, on constate que ce mouvement peut avoir, suivant les types, des degrés de liberté et des liaisons très variables. Il faut considérer en effet trois paramètres principaux :

1° Les liaisons fixes des pièces en rapport avec l'autre insertion (insertion mobile) de la fibre en question ;

2° Les liaisons variables en relation avec la résultante des muscles coopérants ou des fibres coopérantes ;

3° Les liaisons variables des résistances extérieures.

Examinons séparément ces trois paramètres :

1° Le mouvement d'un point d'insertion peut avoir un nombre variable de degrés de liberté : il y en a trois si cette insertion fictive ou réelle (1), est perdue dans un plexus de fibres musculaires sans points

brés. On en verra quelques-uns de très lents. La phase de *contraction* seule est de l'ordre du $\frac{1}{3}$ au $\frac{1}{2}$ environ du cycle total.

Cœurs de :	Temps moyen du cycle de contraction
<i>Mya arenaria</i> (ventricule)	6'',4
<i>Mytilus edulis</i> (ventricule).	4'',1
<i>Ostrea</i> »	2'',5
<i>Pecten maximus</i>	2'',7
<i>Phallusia</i>	3'',9
<i>Molgula roscovita</i>	1'',3
<i>Portunus puber</i>	2'',1
Rétracteurs de la radula, <i>Haliotis</i>	5'',
Orbiculaires de l'ombrelle d'une méduse (Irène?)	0'',5
Adducteur de <i>Pecten</i>	0'',4

1. Fictive dans le cas des fibres ramifiées, à plusieurs chefs où chaque portion indivise doit être envisagée d'une façon indépendante.

d'appui solides (feutrage de fibres de la sole pédieuse d'un Gastéropode, muscles cardiaques, etc.) ; le nombre se réduit si l'insertion est une pièce solide à articulation : deux degrés de liberté si l'articulation est du type glénoïde, avec liaison par rapport à un centre, et un seul degré si l'articulation est liée par rapport à un axe (type fléchisseur) ;

2° Les liaisons variables dues aux fibres coopérantes relèvent du synchronisme ou de l'asynchronisme des mouvements de ces divers éléments. Il est clair que le mouvement résultant de la somme des actions des divers faisceaux de fibres concordants ou antagonistes pourra être, pour une insertion donnée, une courbe à trois dimensions, une courbe plane, ou une droite, suivant les caractéristiques de symétrie anatonique et physiologique du système musculaire envisagé, conditions qui établiront des liaisons supplémentaires vis à-vis de celles déjà existantes pour le mouvement de l'insertion ;

3° Enfin les liaisons variables tenant aux résistances extérieures sont des liaisons accidentelles introduisant des variations dans les liaisons du système précédent : une résistance accidentelle peut altérer le synchronisme de muscles coopérants et modifier par là le mouvement de l'insertion. Il faut considérer pour de telles liaisons une échelle des fréquences, très considérables évidemment dans le cas d'une tentille de Siphonophore par exemple, très réduites par contre dans celui de l'extenseur d'un article d'une patte d'un Crustacé.

Il s'ensuit de l'étude sommaire de ces trois conditions principales que le mouvement de la fibre même pourra avoir un nombre de liaisons très variables, puisque ces liaisons seront la combinaison des liaisons élémentaires que nous venons d'envisager ; les liaisons de la fibre :

$$\Delta_f = f(\Sigma\Delta_1, \Sigma\Delta_2, \Sigma\Delta_3)$$

Examinons les complications successives de cette fonction :

Dans le cas où l'insertion est à trois degrés de liberté, le lieu du mouvement de la fibre est enveloppé dans l'intérieur d'une surface conoïdale ayant son sommet sur l'insertion fixe de la fibre, et dont la base, irrégulière, pourra subir des variations considérables du fait des liaisons extemporanées qu'y créeront la résultante des muscles coopérants et les résistances extérieures ; le mouvement de la fibre est lié à un volume, et doit être défini à chaque instant par un système de triples coordonnées : les exemples typiques en sont les musculatures générales de la Beroë, de l'Actinie, d'une Planaire, ou même le feutrage de fibres musculaires du pied d'un Gastéropode ; dans le pied d'une Haliotis par exemple on peut remarquer, en étudiant les cycles

de mouvement des ondes pédieuses locomotrices, qu'un fragment du feutrage de fibres d'un point donné de la sole pédieuse subit, au passage d'une onde, des variations telles qu'on pourrait les schématiser par les déformations successives et alternatives d'une sphère en deux ellipsoïdes inverses. On conçoit que le degré de liberté d'une fibre de ce fragment soit extrêmement grand.

Le lieu du mouvement peut déjà être mieux défini si le degré de liberté de l'insertion est diminué par les liaisons des muscles coopérants : dans les muscles orbiculaires, la symétrie des forces en jeu introduit de la régularité dans le mouvement ; il en est de même dans les muscles bulbaires des Gastéropodes par exemple, où les déplacements de l'insertion sont, du fait des actions synchrones des muscles droits et gauches, à peu près liés au plan sagittal.

Un degré supérieur de liaisons sera celui d'une fibre dont une insertion est assujettie à une pièce mobile soumise elle-même aux liaisons d'une articulation. Le mouvement de la fibre sera alors inscrit dans une conique dont le sommet coïncidera avec son insertion fixe, et dont la base sera commune avec une autre conique inscrivant le mouvement de la pièce mobile et se simplifiant à mesure qu'augmentent les liaisons de celles-ci. Suivant que la pièce mobile aura comme liaison un point (articulation à cavité glénoïde, système à deux degrés de liberté) ou un axe (articulation à flexion, système à un degré de liberté), le mouvement du muscle pourra s'inscrire dans un cône à section elliptique, ou être assujetti à décrire une portion de surface courbe ou enfin, dans le terme de liberté minima qui forme l'extrémité de la série, à décrire un plan et même sensiblement une droite fixe.

Ces dernières liaisons du mouvement musculaire atteignent leur plus grand développement chez les Vertébrés et les Arthropodes, du fait qu'elles nécessitent la présence de pièces rigides ; l'étude des mouvements des appendices des Arthropodes est extrêmement instructive à ce point de vue : on y remarque en effet que les pronations et les supinations des appendices sont effectuées, dans la très grande majorité des cas, non par des rotations d'une articulation du type glénoïde, mais uniquement par des flexions d'articles obliques les uns par rapport aux autres : de sorte que les muscles des divers segments de l'appendice se trouvent les uns et les autres posséder le maximum de liaisons compatibles avec la contraction musculaire.

Si nous examinons maintenant la répartition de la striation en fonction des liaisons du mouvement du muscle, nous voyons que la plus grande partie des muscles à mouvements rapides, parfois rythmiques, qui présentent ce phénomène en apparence paradoxal d'être

lisses, ont des liaisons de mouvement extrêmement mal définies : le pédoncule des Vorticelles, les tentilles des Siphonophores, les muscles pédieux des Gastéropodes reptateurs font partie de la première catégorie que nous avons étudiée ; certains plexus à action orbiculaire rapide (circulaires de l'ombrelle des Méduses, muscles cardiaques de divers invertébrés), ont déjà un mouvement mieux défini puisque les résistances des liquides sur lesquels ils agissent sont nécessairement symétriques, et que les parois des cavités formées par ces plexus peuvent, de ce fait, varier plus ou moins concentriquement à elles-mêmes. Ces types de muscles, quoique souvent moins rapides que les précédents, sont striés, mais ont des striations incomplètes, de types simples, voire même hélicoïdales : il en est de même pour divers muscles pharyngiens.

Enfin les termes extrêmes où les liaisons sont les plus parfaites sont représentés par les Vertébrés et surtout les Arthropodes, où les minima de degrés de liberté sont nécessités par la fréquence des revêtements chitineux rigides nécessitant eux-mêmes des articulations à liaisons maximales.

Il est curieux de remarquer, ce qui est peut-être en rapport avec les faits précédents, que dans les Insectes les striations sont souvent beaucoup plus complexes dans les muscles des segments des pattes, qui n'ont qu'un degré de liberté, que dans les moteurs des ailes par exemple, dont les insertions peuvent accomplir des rotations autour d'articulation de type glénoïde, et dont la liberté est par conséquent plus grande.

Quant au processus de la répercussion de ces phénomènes de liaisons sur la structure musculaire, nous ne pouvons faire à l'heure actuelle que des hypothèses. Cependant il y a lieu de remarquer que les déformations subies par le muscle pendant sa contraction se répètent identiques et régulières dans les cas à liaisons complètes, tandis qu'elles ont des chances d'être irrégulièrement dissemblables dans deux contractions successives pour des muscles à liaisons faibles : le brassage interne des substances musculaires se fait donc, dans ces deux cas, suivant des lois de constance très différentes.

En définitive et en associant les diverses conditions dont nous venons de parler et qui évidemment sont insuffisantes séparément, il semble résulter de l'examen des divers cas de striation dans l'échelle animale les propositions suivantes :

Un muscle a d'autant plus de chance d'être strié :

- 1° *Que le mouvement de l'organe qu'il commande est plus rapide ;*
- 2° *Que ce mouvement possède un rythme plus régulier ;*

3° Que ce mouvement est assujéti à un plus grand nombre de liaisons mécaniques constantes.

Les relations morphogènes entre le mouvement et la striation peuvent d'ailleurs être mises en évidence par divers phénomènes de disparition de la striation consécutivement à l'abolition du mouvement ; lorsque le degré de liberté, pour une raison ou pour une autre, devient zéro, la striation s'atrophie.

C'est ainsi que chez les Arthropodes on voit la striation disparaître dans les muscles moteurs d'ailes d'Insectes en atrophie (♀ d'Orgya) ou immobilisés simplement par hibernation (Mouches d'Eimer) ; l'immobilisation forcée des muscles respiratoires de l'abdomen de l'Epeire, sous l'accumulation des œufs avant la ponte, amène également une disparition de la striation. Le point le plus intéressant est que cette disparition a des caractères transitoires, et que la fibre peut reprendre ses propriétés striées quand les conditions redeviennent normales. Je renvoie sans insister sur ces points aujourd'hui classiques aux travaux de Vosseler (1888) et Eimer (1892).

L'histopathologie nous montre également des processus analogues, soit dans les dégénérescences d'intoxication (dégénérescences granuleuses), soit dans les dégénérescences d'immobilisation (dégénérescences vitreuses) : un fragment de muscle incomplètement sectionné, et laissé *in situ*, subit la dégénérescence vitreuse, perd ses stries et devient homogène (1) ; la section du nerf moteur peut produire les effets analogues. De nombreuses recherches sur la dégénérescence expérimentale des muscles indiquent également des relations entre la disparition de la striation et les modifications des caractéristiques du mouvement de la fibre : les récentes publications de Guerrini sur la dégénérescence graisseuse des muscles de Grenouille précisent parfaitement ces divers points.

Embryologiquement d'autre part, on sait que la striation n'est pas primitive, et que le myoblaste a le plus souvent des caractères moteurs déjà très nets lorsqu'elle apparaît, quitte à modifier ces caractères à mesure que la striation se développe. Engelmann, étudiant le cœur de l'embryon de Poulet, indique qu'au deuxième jour de l'incubation le muscle cardiaque, déjà contractile, est composé d'éléments fusiformes biréfringents mais encore non striés. J'ai fait des remarques analogues sur des myomères de jeunes embryons de Sélaciens. Godlewsky, sur des myoblastes de Mammifères embryonnaires, montre que la striation

1. Strahl, Pestalozza, Nesti (Cf. Durante).

apparaît sous forme de granulations éparses qui se groupent peu à peu ; les recherches de Weiss sur la physiologie des muscles embryonnaires des Vertébrés ont d'ailleurs mis en évidence les transformations de la secousse de la fibre en rapport avec ces modifications de sa structure (1).

Enfin les recherches sur la régénération des fibres dégénérées arrivent à un résultat analogue : la régénérescence par le « bourgeonnement de Neumann » par exemple, après une dégénérescence vitreuse (typhoïde) se fait au moyen de portions lisses et homogènes (Durante) présentant les caractères de myoblastes embryonnaires, où la striation n'apparaît que lorsque la cellule régénérée a déjà parcouru une certaine évolution. Galeotti et Lévi, dans la régénérescence expérimentale de la queue de la Salamandre, ont observé que les fibrilles sont d'abord homogènes, et que les stries y apparaissent sous forme de points épars, qui viennent se grouper. Des faits du même ordre ont servi de base à la théorie de Mihaljovitz, d'après lequel les fibrilles sont des tubes creux dans lesquels se disposent, par attraction réciproque, des particules nageant au milieu d'une substance semi-liquide.

On peut donc admettre à l'heure actuelle :

1° Que les états histologiques lisse et strié sont généralement l'un et l'autre en concomitance avec un certain nombre de *propriétés physiologiques intrinsèques*, et de *caractères mécaniques extrinsèques* ;

2° Que l'état strié *n'est pas primitif*, et que la fibre possède déjà des caractères moteurs avant son établissement, quitte à modifier ces caractères moteurs d'une façon plus ou moins concomitante de l'apparition de la striation.

1. Voir aussi les travaux récents de Meves et de Duesberg sur l'apparition de la striation.

CHAPITRE III

Éléments d'une théorie de la striation

1° Les phénomènes de localisation de substances dans la fibre striée.

D'après les recherches physiques que nous avons effectuées dans le cours de ce travail, nous avons vu que l'état strié diffère de l'état lisse par des *phénomènes de localisation*. Au point de vue spectrographique, la fibre striée se comporte comme une fibre lisse qui aurait subi des rétractions locales d'un certain nombre de ses groupements moléculaires : les dérivées hémiques par exemple qui sont réparties généralement dans la fibre lisse, viennent se localiser exclusivement aux disques Q dans la fibre striée ; il en est de même pour des dérivées sarcoplasmiques spécifiques. L'étude de la biréfringence nous indique un fait correspondant : la substance biréfringente est uniforme dans la fibre lisse, répartie aux disques Q dans la fibre striée. L'ultramicroscope corrobore ces faits en nous montrant une réaction de lumière diffractée sans localisation dans la fibre lisse, en opposition avec celle que présentent seulement certains disques de la fibre striée. Enfin la substance colorable des histologistes, qui est peut-être identique à l'une des substances précédentes, subit également une pareille localisation dans la fibre striée.

Il semblerait donc qu'au point de vue des propriétés physiques le passage de l'état lisse à l'état strié puisse être caractérisé par un *phénomène de localisation* :

La striation consiste dans le rassemblement à des places déterminées suivant une loi topographique périodique, de propriétés pouvant exister à l'état diffus, sans localisation.

Il y a lieu de se demander si ce caractère fondamental ne doit pas

être mis en rapport avec les caractéristiques d'un champ de forces quelconques existant dans la fibre.

Par raison de symétrie, une périodicité de structure indique une loi de formation périodique dans le temps ou dans l'espace ; or, sauf des cas tout à fait exceptionnels de régénération par un bout, une fibre ne construit pas ses stries à la suite les unes des autres, comme pousseraient les anneaux successifs d'un Ténia : l'embryologie et la régénération sont d'accord pour nous montrer au contraire les stries se « résolvant » en quelque sorte simultanément dans des régions plus ou moins étendues.

Il faut donc chercher à l'origine de la striation un champ de forces tel que les résultantes locales subissent des variations spatiales périodiques. Etant donné les relations de la striation avec un certain nombre de caractéristiques mécaniques du mouvement musculaire, il est logique de se demander si les champs de forces mécaniques de la fibre ne sont point susceptibles de variations périodiques locales, et si ce n'est pas de celles-ci qu'il faut faire dépendre les phénomènes de localisation dont nous avons parlé plus haut.

2° Phénomènes de répartition de matériaux meubles en Elasticité et en Hydrodynamique.

Des phénomènes de répartition périodique d'une substance au sein d'une autre sous l'effet d'un champ de forces sont bien connus dans des domaines très divers, et principalement en Elasticité et en Hydrodynamique. En particulier, en Elasticité la localisation de substances aux points nodaux d'interférences de systèmes d'ondes ont été étudiés et utilisés par de nombreux auteurs ; je rappelle par exemple les expériences classiques de Kundt qui a employé, pour la mesure des longueurs d'ondes sonores dans les gaz, la répartition de poudre de lycopode aux nœuds d'interférence des ondes longitudinales produites dans un tube ; celles de Kundt et Lehmann, où la même méthode est appliquée aux liquides, avec des poudres métalliques. Les expériences précédentes relèvent d'interférences d'ondes longitudinales, et comme telles les distances des stries sont réglées par la loi classique :

$$\delta = \frac{1}{2} VT$$

V étant la vitesse de propagation de l'onde, et T sa période.

On admet d'ordinaire pour les corps homogènes que $V = \sqrt{\frac{E}{\rho}}$

E étant le module de Young et ρ la densité de la substance. Cependant, d'après les conclusions de Kundt, il faut probablement ajouter dans ces expériences des termes correcteurs, la vitesse n'étant pas absolument indépendante de divers facteurs tels que le diamètre du tube par exemple (1),

La théorie élémentaire que l'on peut donner de ces localisations de poudres est que les particules mobiles situées primitivement dans les ventres d'interférence, régions à énergie cinétique maxima, reçoivent du gaz vibrant des quantités de mouvements qu'elles dépensent en déplacements quelconques ; si ces déplacements les amènent dans un nœud, lieu d'énergie cinétique nulle, elles y restent forcément n'y recevant plus du système vibrant de quantité de mouvements capables de les en faire sortir. Il est facile de voir par une analyse élémentaire que toutes les particules finissent, au bout d'un temps plus ou moins long (que l'expérience montre de l'ordre de quelques secondes) par tomber dans les nœuds.

Des expériences à rapprocher de celles de Kundt sont celles des anciennes « figures nodales » de Chladni. Un corps pulvérulent (du sable) déposé à la surface d'une plaque vibrant transversalement vient se localiser aux lignes nodales de la plaque.

Ici les particules reçoivent leur énergie des ventres d'interférences transversales de la plaque même.

Une remarque intéressante a été faite par Savart (2) au sujet de ces figures nodales de Chladni : si, au lieu d'employer du sable, on emploie une matière pulvérulente *extrêmement fine*, on constate que le phénomène s'inverse : la poudre vient se localiser aux régions de vibrations maximales. Faraday a montré que ce phénomène est produit par des sortes de courant de convection de l'air adjacent à la plaque vibrante, air qui forme un courant ascendant (s'éloignant de la plaque) au niveau des ventres, un courant descendant (se rapprochant de la plaque) au niveau des nœuds, et un courant tangentiel réunissant le nœud au ventre. C'est ce courant qui balaie la poussière vers le ventre. Le phénomène de Savart ne peut plus se produire si l'on fait vibrer la plaque dans le vide ; toutes les sortes de poudres se rassemblent alors indistinctement et normalement aux nœuds d'interférence.

1. Cf. Lord Rayleigh, *Theory of Sound*.

2. Lord Rayleigh (1883).

Un phénomène de même ordre a été signalé (Dvorak, lord Rayleigh) dans les tubes de Kundt.

Ces vortex locaux dérivant d'un phénomène ondulatoire, qui sont exceptionnels en Elasticité prennent une importance considérable en Hydrodynamique.

Lord Rayleigh a indiqué que dans une onde stationnaire complète d'eau, il y a un double système de vortex principaux analogues, persistant après les oscillations du liquide (residual vortices) : (Fig. 77)

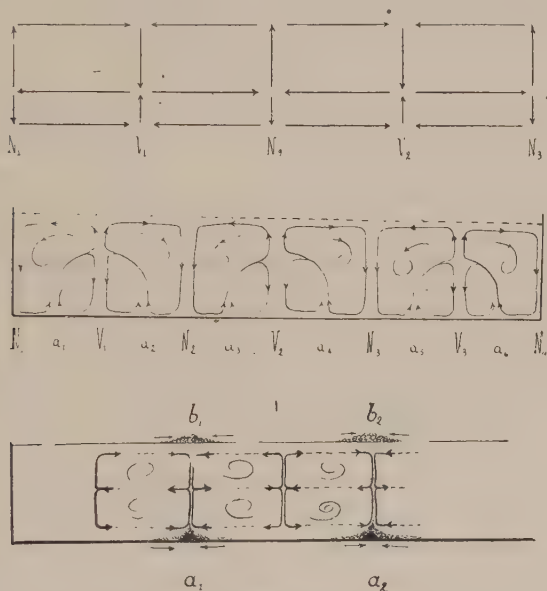


Fig. 77.

1. Schéma des vortex résiduels dans une onde stationnaire complète d'eau. N. nœuds ; V, ventres (1) (imité de Lord Rayleigh).

2. Schéma des vortex pour une onde et demie d'eau (imité de Mme Ayrton). N, nœuds ; V, ventres. a , filets de flux ascendants, ventres secondaires.

3. Schéma de la localisation vorticielle des poudres par les filets de flux ascendants (a), et de la localisation des mousses par les filets descendants b .

1. Lord Rayleigh appelle dans un système de vortex *nœuds* les points de mouvement vertical maximum, et ventres (*loops*) ceux de mouvement horizontal maximum.

L'un, tout à fait au contact du fond du liquide, a son courant tangentiel le plus voisin de la paroi allant du nœud au ventre, s'élevant au ventre, et revenant vers le nœud au-dessus du premier cou-

rant. L'autre comprenant les couches moyennes et superficielles de liquide, s'élève vers la surface au niveau du nœud, va dans la direction du ventre tangentiellement à la surface, plonge vers le fond au niveau du ventre, et retourne au nœud en se confondant avec le courant de retour du système profond.

Dans l'onde stationnaire complète, il y a trois nœuds et deux ventres alternés, ce qui donne huit vortex principaux.

On conçoit que des particules meubles placées sur le fond du système liquide puissent se trouver déplacées et groupées par ces systèmes de vortex, par un processus analogue à celui du phénomène de Savart ; ce précipité se localisera aux espaces intervorticels qui correspondent aux filets de flux verticaux s'éloignant du fond.

D'après mes recherches personnelles, l'expérience, facile à exécuter, qui consiste à produire des ébranlements réguliers sur une cuve contenant du liquide et un précipité (je recommanderai le phosphate de baryte qui est extrêmement commode) montre qu'il y a pour les ébranlements faibles deux sortes de vortex :

1^o Des vortex locaux permanents et d'emplacements invariables tant que le rythme des ébranlements est régulièrement conservé : les vortex de la phase d'état ;

2^o Des vortex résiduels lorsque le rythme des ébranlements change ou cesse, qui apparaissent pendant le décrétement des oscillations antérieures et qui tendent à fusionner les précédents en grands vortex symétriques en forme de tores aplatis.

Les rides intervorticelles de matière pulvérulente, apparues pendant la phase d'état, tendent à s'effacer sans l'action des vortex résiduels de la phase de décrétement.

Le phénomène est d'ailleurs complexe dans l'un et l'autre cas : il semble y avoir des vortex principaux et des vortex secondaires, beaucoup plus petits, dus probablement aux frottements des vortex principaux contre une paroi ou un obstacle.

Aux systèmes de fines rides vorticelles (1) on peut obtenir une superposition d'un autre système de rides beaucoup plus grosses et en petit nombre, qui représentent les rides des nœuds d'interférence des expériences de Kundt et Chladni. *Les rides intervorticelles sont donc distinctes des nœuds interférentiels, quoique reliées probablement d'une manière indirecte à la répartition de ceux-ci.*

Les vortex résiduels ont été récemment étudiés par M. Ayrton (1907,

1. Qui correspondent aux « Staubfiguren » des champs de force hydrodynamiques de Bjerknes (1909).

1908) qui a obtenu dans des ondes stationnaires d'eau des figures de vortex assez différentes, dans certains cas, de celles de lord Rayleigh : elle a montré que l'aspect du phénomène résiduel dépend de la profondeur de liquide rapportée à la longueur de l'onde stationnaire. Le phénomène obtenu est quelquefois plus simple, quelquefois plus compliqué que celui observé par lord Rayleigh (fig. 77).

Le phénomène de localisation d'un matériel meuble par des vortex périodiques dépendant de phénomènes ondulatoires se relie à un phénomène naturel extrêmement important, celui si remarquable des « ripple marks » : on sait que des masses liquides telles que la mer ou des rivières dont la surface est animée de mouvements ondulatoires réguliers (vagues, rides, etc.) ont la particularité de disposer les sables ou les graviers qui tapissent leur fond en tas réguliers périodiques. Ce phénomène a donné lieu à de nombreuses discussions, et à quelques recherches expérimentales dont nous résumerons les plus importantes. Ces expériences peuvent toutes s'interpréter par un phénomène vorticiel périodique dépendant des ondes hydrodynamiques.

La reproduction expérimentale des ripple marks par balancement de l'eau contenue dans un réservoir à fond de sable a été tentée par Hunt (1882).

Une longue et minutieuse étude, accompagnée de belles photographies, a été faite par De Candolle, qui a généralisé le problème et examiné les rides pouvant se produire au contact de deux milieux quelconques, liquide et poussière, liquide et mousses, liquide et liquide. Il a formulé les lois suivantes :

« Lorsqu'une matière visqueuse en contact avec un liquide moins visqueux qu'elle-même éprouve un frottement oscillatoire ou intermittent, résultant du mouvement de la couche liquide qui la recouvre ou de son propre déplacement relativement à cette couche :

« 1^o La surface de la matière visqueuse se ride perpendiculairement à la direction de ce frottement ;

« 2^o L'intervalle compris entre les rides ainsi formées, autrement dit leur écartement, est en raison directe de l'amplitude du frottement. »

Les expériences de Candolle ont été faites au moyen d'une cuve oscillante, sur des liquides mélangés de poussières, des sirops, des goudrons.

Quelques-unes ont été faites en vases clos, complètement remplis de liquides, de façon à annuler l'effet de dénivellation des ondes transversales d'une surface libre : et la formation de rides dans ce cas montre

que le phénomène fondamental se passe bien à la limite de séparation des deux corps en présence. De Candolle a montré en outre que le mouvement oscillatoire du liquide produit, dans les poussières qu'il localise, un classement des particules d'après leurs densités. Il est curieux de constater que l'auteur a soupçonné que de pareils phénomènes pouvaient avoir un rôle dans la formation de certaines structures histologiques; et il a montré qu'on pouvait expliquer par là certaines rides de « microsomes » se formant dans des cellules végétales.

Forel (1883) étudiant les rides du fond du lac de Genève, compare les ripple marks aux « figures nodales » des expériences de Chladni. Mais dans des recherches par le procédé de De Candolle, il aboutit à la conclusion qu'il n'y a pas de fixité dans la position des pseudo-nœuds pour des oscillations comparables, et que ces nœuds ne sont peut-être pas des nœuds d'interférence. Pour lui, la position et la direction des rides sont déterminées par les obstacles se trouvant au fond de l'eau, et arrêtant au passage les particules déplacées par le liquide, suivant un processus analogue à celui que l'on admet d'ordinaire pour les *dunes*.

Cette théorie de Forel est peut-être applicable dans certains cas mais elle n'est sûrement pas générale. Nous avons pu en effet — et Candolle lui-même avait déjà obtenu un résultat analogue — renverser les expériences, et obtenir la séparation en stries régulières de mousses recouvrant le liquide oscillant; il n'est évidemment plus question ici d'obstacles fixes périodiques devant se trouver à la surface libre du liquide, et le processus doit être recherché dans le mécanisme même du phénomène vorticiel (fig. 77,3). Il est à remarquer d'ailleurs que les obstacles influencent la formation des vortex par les perturbations qu'ils introduisent dans les filets de flux, de sorte que l'explication de Forel s'applique bien à un cas particulier. Quant à la non-fixité de la position des stries, il est difficile de juger si les conditions sont réellement comparables dans deux expériences successives, avec l'approximation que l'on peut obtenir dans des cuves oscillantes du système Candolle.

Enfin, je rappelle que Bjerknes (1909) assimile ces localisations de substances au sein d'un liquide (staubfiguren) aux « spectres » produits par un champ magnétique sur de la limaille de fer: les rides seraient en rapport avec les équipotentiellles d'un champ hydrodynamique.

La théorie complète des rides, ripple marks, etc., n'est pas faite. En les reliant à des systèmes vorticiels dérivant d'ondes transversales, on peut conclure logiquement qu'elles doivent être fonction des

dimensions des vortex, et par conséquent on peut présumer qu'elles dépendent comme ceux-ci, suivant une fonction à expliciter par des recherches ultérieures, des caractéristiques des ondes transversales; et que par conséquent la distance des rides

$$\delta = \varphi(V, T)$$

V étant la vitesse de propagation de l'ébranlement hydrodynamique, et T sa période.

Or la vitesse de propagation des ondes transversales d'un liquide dépend elle-même d'assez nombreux facteurs : profondeur, tension superficielle, etc. Je rappelle les principales lois qui ont été émises à ce sujet :

1^o Loi de Lagrange :

$$V = \sqrt{gh}$$

h étant la profondeur du liquide où se propagent les ondes. et $g = 981$;

2^o L'introduction de la tension superficielle (voir Lord Rayleigh, méthode de détermination de la tension superficielle par les ondes transversales) aboutit à une formule complexe (Chwolson, vol. I, p. 707).

$$V^2 = g \left(\frac{\lambda}{2\pi} + \frac{2\pi\alpha}{\varpi\lambda} \right) \frac{e^k - e^{-k}}{e^k + e^{-k}}$$

$g = 981$, $\lambda =$ longueur d'onde, $\varpi =$ le poids spécifique du liquide, α sa tension superficielle, et $K = 2\pi \frac{h}{\lambda}$ ($h =$ profondeur). Voir aussi Havelock.

3^o Un cas intéressant à considérer au point de vue biologique est la vitesse de l'onde en tuyau élastique, ce qui correspond à une exagération de la tension superficielle.

La formule approchée de Résal pour ce cas est :

$$V = \sqrt{\frac{Ee}{2\Delta R}}$$

E étant le coefficient d'élasticité de la paroi, e son épaisseur, R le rayon primitif du tube, Δ la densité du liquide. Une formule théorique plus complexe a été donnée récemment par Alliaume.

On voit donc par ces diverses formules que la vitesse augmente avec la tension superficielle, et diminue avec la profondeur.

3° Applications à la fibre musculaire.

On doit se demander si l'on n'est pas en droit d'étendre les considérations précédentes à la fibre musculaire striée, et si l'on ne doit pas considérer la striation comme un cas particulier des phénomènes de rides (Staubli-figures de Bjerknæs) que nous avons sommairement étudiés plus haut.

Il faut remarquer en effet les ébranlements déterminés dans le muscle par la contraction présentent des caractères particuliers dans l'état strié : 1° *D'après la rapidité de la contraction* (les quantités de mouvement $\frac{d}{dt} \int m \frac{dx}{dt}$ des particules sont plus considérables que dans l'état lisse) ; 2° *D'après le caractère tétanique de celle-ci* (qui en fait un système à vibrations complexes se suivant à intervalles assez courts pour ne pas être amorties avant les interférences) ; 3° *Enfin d'après les définitions mécaniques des liaisons du mouvement* (qui rendent de plus en plus fixes et invariables la place des phénomènes vorticiels) : toutes choses qui ne peuvent que faciliter ou exagérer la localisation d'un certain nombre de molécules meubles dans la fibre.

La fibre musculaire est un complexe de plusieurs colloïdes à caractéristiques élastiques qui varient d'un élément à l'autre dans la fibre, et qui se modifient elles-mêmes avec le temps, comme le laissent penser les modifications connues qui accompagnent la contraction. Quelques-uns de ces colloïdes sont à l'état liquide ou demi-liquide, d'autres à l'état solide. En outre, le complexe se comporte comme s'il vibrerait en parois élastiques, ou en surface libre ; enfin les phénomènes d'attraction moléculaire doivent y prendre une valeur considérable par suite de la faible épaisseur des éléments qui se rapprochent du rayon d'activité moléculaire (1). Tous ces facteurs sont impossibles à évaluer avec certitude à l'heure actuelle : les ondes que l'on connaît dans les muscles ne sont qu'une résultante apparente des phénomènes intimes, un « train d'ondes » qui peut n'avoir qu'un rapport très éloigné avec les

1. Hürthle dans une expérience très intéressante a tenté de modifier la striation d'un muscle par centrifugation (1.800 tours à la minute) : il n'a obtenu aucune modification et en a conclu à l'état solide de la fibre. Mais il faut faire remarquer que la quantité d'énergie transmise aux particules dans une telle expérience est négligeable en présence des forces moléculaires, alors que la quantité d'énergie résultant d'un mouvement vibratoire ne l'est pas.

ondes transversales se passant à la limite des fibrilles et des substances périfibrillaires par exemple. Les rides des systèmes vorticiels que nous connaissons sont, avec de très grandes probabilités, fonction de l'épaisseur : dans les systèmes d'épaisseurs très petites, la vitesse des ondes transversales est réduite ; de plus, les phénomènes vorticiels commandés eux-mêmes par les ondes stationnaires (et qui sont généralement en plus grand nombre que celles-ci), doivent tendre à se segmenter de plus en plus, à mesure que les frottements du système capillaire deviennent plus considérables et empêchent des échanges rotationnels entre des régions de plus en plus voisines. De sorte qu'il ne me paraît pas du tout invraisemblable que pour des épaisseurs de l'ordre de celles de certains éléments musculaires (ordre du μ) la distance des rides de localisation puisse prendre une valeur aussi faible que celle des stries musculaires (1).

La vérification par le calcul de cette hypothèse est à peu près impossible à l'heure actuelle, tant que l'Hydrodynamique n'aura pas explicité les lois des rides intervorticielles.

Tout ce que l'on pourrait se croire en droit de vérifier c'est, en admettant le *sens* des variations des rides avec V et T, de rechercher dans deux muscles différents d'un même individu ou de deux êtres assez voisins pour que l'on puisse faire l'approximation de considérer les différences de structure et de composition (donc des V élémentaires) comme négligeables entre ces deux muscles, si la striation musculaire est d'autant plus fine que le muscle peut présenter le tétanos pour un nombre minimum d'excitation plus grand.

Diverses recherches ont été faites sur les rapports entre le mouvement du muscle et la grandeur des cases musculaires, assez de démonstratives d'ailleurs. Voici comment Prenant les résume :

« Les dimensions des cases musculaires varient selon les fibres. D'après Krause (1869) elles caractérisent différents modes de contraction ; les cases musculaires seraient d'autant plus basses que la contraction est plus rapide. Engelmann a montré que ces différences étaient caractéristiques, non pas d'espèces physiologiquement différentes de cellules musculaires, mais de cellules musculaires appartenant à des espèces animales distinctes ; par des mensurations très précises il a constaté que la distance entre deux disques Z varie dans des limites très étendues (de 3μ chez les Vertébrés à 17μ chez les Arthropodes) et que ces différences ne suivent pas la loi physiologique géné-

1. Etant donné (cf. p. 342) que les rides vorticielles sont distinctes des rides des nœuds d'interférence, on n'est évidemment pas en droit de leur appliquer *a priori* la loi des nœuds d'interférence ($\delta = 1/2 VT$), d'après laquelle on obtiendrait des vitesses extrêmement faibles.

rale indiquée par Krause ; car chez les Insectes dont les muscles moteurs des ailes se meuvent avec une rapidité extraordinaire, la hauteur des cases est très grande. tandis que chez la Tortue, dont les mouvements sont si lents, elle est au contraire très faible. Nasse (1872-1882) a maintenu le principe de Krause qui se vérifie, dit-il, pourvu qu'on compare entre eux des muscles appartenant à une même espèce animale ; dans ces muscles la hauteur des compartiments musculaires est d'autant plus faible que la contraction est plus rapide ».

Il y aurait intérêt à entreprendre des recherches plus précises, dans un animal donné, entre la valeur du tétanos des muscles et le nombre moyen de stries par millimètre par exemple (et non la hauteur de la case, qui comprendra suivant les cas, une ou plusieurs stries).

4° Traduction expérimentale des considérations précédentes.

On trouvera ci-joint, à titre d'exemple (Pl. XII), les stries produites en soumettant dans un tube, à un ébranlement oscillatoire, des couches très minces de solutions colloïdales épaisses contenant un précipité quelconque.

Un tube à essai bouché, horizontal, était relié par son bouchon au milieu d'une corde à violon tendue entre deux chevalets. Le tube, guidé par des cales empêchant les déplacements latéraux, pouvait osciller le long de la direction de son axe en suivant les vibrations de la corde. Celle-ci, donnant à vide le U_4 , (260 vibrations) était mise en mouvement par un archet ou simplement pincée avec les doigts : mais il est bien certain que l'inertie du tube à mouvoir augmentait considérablement la période de vibration, et que ce dispositif n'avait, au point de vue du résultat, qu'une valeur purement qualitative.

Le précipité employé étant soit du phosphate de baryte (obtenu par la précipitation de solutions de $BaCl^2$ et PO^4Na^3 très étendues), soit simplement SbS , inclu comme liquide dans une solution chaude de gélatine qui, solidifiée par refroidissement à la fin de l'expérience, en protégeait les résultats contre les altérations accidentelles.

La quantité de mélange, solution de gélatine + précipité, employée était minime : celle qui restait par adhérence capillaire sur les parois du tube à essai rempli de quelques centimètres cube du mélange puis vide et égoutté. La couche liquide était inférieure au $1/2$ millimètre dans sa plus grande épaisseur, et souvent de l'ordre du $1/10^o$.

Au bout d'un très petit nombre d'ébranlements, on constatait la segmentation régulière du précipité qui formait des stries transversales de distances en général inférieures au millimètre. Avec du SbS , en parti-

cules beaucoup plus fines, il nous est arrivé quelquefois d'obtenir des stries difficilement séparables sans le secours d'une loupe, et de l'ordre de 0,1 à 0,2 mm.

Enfin, en donnant au tube, par éloignement de ses cales latérales, un certain degré de liberté lui permettant de s'écarter de son axe pendant l'oscillation, on peut obtenir la localisation du précipité en une ligne plus ou moins continue, hélicoïdale, rappelant les striations hélicoïdales bien connues.

Il serait évidemment très intéressant de faire des expériences de localisation, non sur des colloïdes quelconques, mais sur le tissu musculaire lui-même.

Nous avons fait un certain nombre de tentatives pour localiser la substance biréfringente d'un muscle lisse sous l'effet d'ébranlements périodiques. Ces expériences consistaient à relier un muscle lisse frais (Poulpe, Siponcle, Actinie) à un système oscillant, diapason électrique ou levier manœuvré périodiquement par un électro-aimant, et à rechercher au bout d'un certain temps d'ébranlement, si les fibres présentaient des aspects anormaux en lumière polarisée.

Ces expériences ont toutes échoué, *sauf une dont le résultat est douteux*, mais sur laquelle je crois nécessaire d'insister, malgré toute son incertitude, étant donnée l'importance de la question.

La série d'expériences à laquelle appartenait celle-ci était faite sur des muscles de tentacules d'Actinie (*Anemonia sulcata*). Le tentacule choisi, laissé en relation avec le corps de l'Actinie, était isolé à son insertion basale par un anneau de fil légèrement serré et relié à un point fixe dans l'espace. D'autre part la pointe du tentacule étant pincée au milieu d'une petite tige de bois fendue en deux et ligaturée, et cette tige de bois était elle-même reliée par un fil à un levier mù par un électro-aimant. La longueur du fil était réglée de telle sorte que le tentacule avait une longueur correspondant approximativement à son état d'extension normale. L'électro était excité tous les $\frac{3}{5}$ de seconde au moyen d'un interrupteur à balancier, et chaque fois le tentacule subissait une élongation brusque de 1 à 2 mm., puis était relâché aussitôt jusqu'à sa longueur primitive.

Les expériences de cette série échouaient parce que toutes les fois le tentacule, soit par excès de tension, soit peut-être par autotomie, se rompait spontanément dans la première minute d'ébranlements ; dans une de ces expériences, le tentacule ne s'est pas rompu immédiatement, mais seulement au bout de plusieurs minutes de secouage (plus de dix minutes) : c'est précisément l'expérience douteuse dont nous voulions parler.

Dans celle-ci une région du tentacule a montré en lumière polarisée une striation très nette des fibres longitudinales. On verra, sur la photographie ci-jointe (Pl. IV, 8), l'aspect de ces stries en lumière polarisée : elles sont très grosses (de l'ordre de $1/50$ de mm.) et assez irrégulières. La région où elles se sont montrées était légèrement rétrécie, à la manière des étranglements que l'on voit quelquefois sur des tentacules en régénération ; cet étranglement préexistait à l'expérience.

Que représentent ces stries ?

Quatre hypothèses peuvent être présentées :

1^o Il peut s'agir de simples plissements périodiques de tentacule, par rétraction, pouvant faire « éteindre » des bandes parallèles transversales au tentacule.

Cette hypothèse doit être écartée puisque ces bandes éteintes seraient de simples isogyres très faciles à déceler.

2^o Il peut s'agir d'un groupement en anneaux périodiques des fibres circulaires (endodermiques) dont le croisement avec les fibres longitudinales « compenserait » celles-ci. Il semble que cette hypothèse doive être écartée également, la striation en question ayant résisté à la dissociation du tentacule. Je n'ai d'ailleurs jamais constaté de bandes pareilles en lumière polarisée sur des tentacules normaux de la même espèce.

3^o La région striée est anormale, étant donné son rétrécissement, et la striation, absolument anormale chez une Actinie, a pu être une structure inconnue préexistant à l'expérience.

4^o La striation a pu être le résultat de l'ébranlement sur les fibres longitudinales.

Il m'est évidemment impossible, avec cette seule expérience, de trancher entre ces deux dernières hypothèses, et je dois nécessairement, jusqu'à nouvel ordre, faire sur la possibilité d'une synthèse de la striation dans cette expérience.

Je dois ajouter cependant que dans les nombreux tentacules d'Actinie que j'ai eu l'occasion d'examiner par la suite, je n'ai jamais rencontré une structure comparable ; divers stades de régénération expérimentale de tentacules ne m'ont rien non plus montré de correspondant.

On observe quelquefois une pseudo-striation du tentacule due à des plissements de celui-ci dont les creux sont remplis de matières étrangères diverses modifiant le passage des rayons lumineux. Il est facile de fendre le tentacule longitudinalement et de le laver pour le débarrasser de ces matières étrangères : les plissements se reconnaissent alors facilement en lumière polarisée, et, après étirement du tentacule, on peut constater la biréfringence totale des fibres longitudinales.

Cette expérience, quoique douteuse, et malgré toutes les réserves qu'il faut faire à son sujet, est intéressante en ce qu'elle montre une chance de possibilité de synthèse de la striation, chance que les expériences postérieures confirmeront ou infirmeront.

Il est curieux de rapprocher de cette expérience les observations de Ugo Soli (1907) qui dit avoir observé, dans les muscles lisses du jabot d'oiseaux, une striation passagère à certains stades de contraction : la biréfringence d'abord totale des fibres, se segmenterait pendant le mouvement : « il meccanismo della contrazione ha per effecto di accumulare in vari punti della cellula (nei nodi) la sostanza birefrangente ».

5° Conclusions

En conclusion de toutes les considérations théoriques que nous avons développées sommairement dans le courant de ce chapitre, il ne faut pas se dissimuler que la théorie de la striation exposée plus haut n'est évidemment pas définitive : elle n'est qu'une première approximation en attendant que divers problèmes d'Hydrodynamique pure et de Physique musculaire soient complètement élucidés. Son seul intérêt, comme toute théorie, est d'inciter à un certain nombre d'expériences qui pourront nous donner des renseignements intéressants sur la mécanique du muscle. Il faut constater néanmoins que dans l'état actuel de nos connaissances, elle pourrait seule expliquer d'une façon suffisamment satisfaisante diverses structures de striation (structures anormales, striations hélicoïdales, etc.) et peut-être aussi nous rendre compte des modifications que subissent les stries pendant la contraction de la fibre (1).

(1) Chacune des parties indépendantes de ce travail est suivie de son propre résumé et de ses conclusions; en outre, au début de la Ve partie (p. 321), est donné un court résumé général de toutes les conclusions précédemment établies; enfin, en tête du mémoire, est placé un sommaire donnant une vue d'ensemble du travail. Je crois donc parfaitement inutile d'introduire ici le chapitre terminal classique de résumé ou de conclusion, qui ne serait nécessairement qu'une répétition.

NOTES ANNEXES

I. — Remarques sur la photographie des spectres d'absorption (Cf. p. 43).

L'étude photographique des spectres d'absorption nécessite un certain nombre de remarques, provoquées par les contradictions apparentes que l'on relève entre les observations oculaires directes et celles obtenues photographiquement. Comme nous l'avons dit plus haut (p. 43), l'œil et la



Fig. 79. — Variations dans les spectrogrammes, en fonction du temps de pose, de la largeur d'une bande brillante ; région jaune-orange précédant la bande d'absorption α de l'oxyhémoglobine, sang de Bœuf ; poses variant de 20 à 75 secondes ; on voit que la limite de la bande α (située à gauche de la bande brillante) a légèrement reculé avec l'augmentation de la pose.

plaque photographique ont des sensibilités assez différentes : la sensibilité de l'œil décroît dans le spectre à mesure que l'on se rapproche de la partie ultra-violet, tandis que la sensibilité de la plaque *décroît généralement dans l'autre sens*, à l'approche de la région jaune-rouge. On conçoit que

du fait de ces sensibilités inverses certaines modifications puissent être obtenues dans l'aspect des spectres : l'œil tend à obscurcir la région violette, la plaque à obscurcir la région rouge.

A ce sujet, il y a lieu de diviser les bandes d'absorption en deux groupes :

1° Les bandes bien limitées, à bords tranchés, sur les frontières desquelles on passe assez brusquement d'une intensité lumineuse normale à une intensité nulle (Exemple : la bande de Soret ou la bande α de l'oxyhémoglobine sous forte concentration). Ces bandes sont sensiblement comparables aux examens photographique et oculaire ; dans le relevé photographique, des variations de temps de pose n'introduisent que des modifications légères, tenant à l'extension plus ou moins grande de « voiles » sur leurs bords. A titre d'exemple, la photographie ci-jointe (fig. 79) montre les variations du bord orangé de la bande α de l'oxyhémoglobine, pour des temps de pose variant de 20 à 75 secondes : on constate que la bande brillante précédant α s'est légèrement élargie pendant cette variation, cet élargissement correspondant à une extension d'environ 5μ .

2° Les bandes mal limitées, à obscurcissement progressif, sur les bords desquelles on passe progressivement de l'intensité normale du spectre à une intensité minima centrale. Ces bandes peuvent présenter des différences notables aux examens oculaire et photographique, et leurs variations avec d'autres facteurs (épaisseur, concentration) ne concordent plus guère. Ces bandes sont influencées par le temps de pose de la plaque, par la nature de la source, etc. Il n'y a guère que les centres de gravité, les axes de ces bandes, qui concordent dans les divers examens. A titre d'exemple, je citerai la bande β de l'oxyhémoglobine qui, au contraire de la bande α , donne des images inégales lorsqu'on passe de l'arc au charbon à l'arc au fer, large et bien nette dans le premier cas, pour des concentrations auxquelles elle est nulle ou presque nulle dans le second ; les dernières bandes ultra-violettes de l'oxyhémoglobine (δ et ϵ de Dhéré) présentent aussi des variations assez notables d'aspect avec le temps de pose, la source ou la marque de plaques. Il est certain que dans beaucoup de cas, des perturbations peuvent être apportées aux images par l'existence de régions de moindre sensibilité des plaques, de moindre intensité de certaines radiations formant des « trous » dans le spectre des sources. Il est possible enfin que certaines de ces « bandes progressives » ne soient pas de véritables bandes d'absorption, dépendant de la molécule du corps observé et telles que celles qu'on peut calculer par exemple par la loi de Ketteler, mais de simples obscurcissements parasites indépendants de la molécule et dépendant de facteurs quelconques. Il est souvent difficile de faire le départ entre ces deux formations, surtout dans l'ultra-violet. Peut-être faudrait-il recourir pour trancher la question à l'emploi d'autres phénomènes, par exemple celui de la dispersion anormale quand l'observation en est possible.

II. — Spectres oculaires des muscles.

Les remarques que nous venons de faire sur la valeur des bandes d'absorption peuvent trouver leur application dans les spectres musculaires.

Les photographies spectrales des muscles de Grenouille montrent une

région jaune-vert beaucoup plus obscurcie que l'examen oculaire direct, et pour des épaisseurs beaucoup plus faibles.

A l'examen oculaire direct, une couche de 4 mm. environ de muscle montre que les deux extrémités du spectre (fin du rouge vers l'infra-rouge, début du bleu vers le violet) sont totalement absorbées, opaques ; toute la région comprise entre ces deux limites, de l'orangé-rouge au vert-bleu, est assez fortement affaiblie, et *en totalité* : l'œil n'y distingue aucune différenciation. Sous une épaisseur plus faible (2 mm.), les deux bandes limites (rouge et bleu) ont légèrement décru sur leurs bords ; mais la région médiane orangé-vert, quoique ayant gagné beaucoup de transparence, est encore totalement affaiblie ; un obscurcissement supplémentaire paraît se différencier des deux côtés de la raie D. Or, on a vu que les spectres photographiques présentent encore, pour des épaisseurs plus faibles, des bandes considérables, et beaucoup mieux différenciées. Comme nous l'avons déjà fait remarquer, il est absolument nécessaire, en présence de pareilles divergences, de ne pas mêler les deux modes d'observation dans les comparaisons.

Il peut être intéressant de comparer le spectre oculaire des muscles de Grenouille à des spectres oculaires de muscles d'autres animaux ; il en est qui ne présentent pas l'obscurcissement total indifférencié de la région orangé-vert. Les pectoraux du Pigeon, par exemple, offrent une région orangé-rouge très dégagée, et deux bandes bien nettes, bien différenciées, au début du vert, la plus réfrangible plus intense. Le début du bleu paraît, comme le rouge, bien dégagé, tout au moins sous les faibles épaisseurs. Les muscles jaunes de l'Hydrophile ont une bande nette dans le jaune-orange, depuis D ; deux bandes vertes contiguës, la plus réfrangible plus nette et plus intense ; une bande faible à la limite du bleu et du vert ; le reste du spectre est bien dégagé.

III. — L'indice de réfraction du noyau.

(Cf. p. 432).

On trouve dans tous les Traités classiques que le noyau est plus réfringent que le cytoplasme environnant ; nous avons fait remarquer, à propos des noyaux des fibres musculaires en ultra-violet, que la généralité de cette relation n'était rien moins que démontrée. L'observation nous a montré en effet l'existence des deux cas ; voici à ce sujet un relevé de quelques échantillons examinés :

1^o *Noyau plus réfringent que le reste de la cellule :*

hématies du sang de la Grenouille ;
épithélium aplati de la muqueuse buccale de l'Homme ;
cellules épidermiques du bulbe de l'Oignon.

2^o *Noyau moins réfringent que le reste de la cellule :*

œufs d'*Erstedtia* (Némerte) ;
» d'Oursin (*Paracentrotus lividus*) ;
un échantillon d'*Amœba terricola*.

IV. — Compléments bibliographiques.

Depuis la rédaction de ce mémoire (milieu 1910) un certain nombre de travaux ont été publiés, qui intéressent, à divers points de vue, les considérations développées ici. J'en signalerai les plus importants :

1° Guthertz. Zur Histologie der quergestreiften Muskelfasern, insbesondere über deren Querschnittsbild bei der Kontraktion. *Archiv. für Mikr. Anatomie*, 1910, Bd. 75. L'auteur cherche les rapports de la substance colorable et de la substance biréfringente sur des fibres d'Hydrophile, d'après l'étude des stades de relâchement et de contraction ; il conclut à l'indépendance de ces deux substances.

2° Koenigsberger. *Physikalische Zeitschrift*, t. XII, 1911 ; *Journal de Physique*, p. 703, 1911. Polarisation de la lumière par des réseaux de constante très petite.

3° H. Merton. Quergestreifte Muskulatur und vesiculöses Gewebe bei Gastropoden. *Zool. Anzeiger*, 1911, XXXVII, 26. Signale des fibres striées dans la paroi des glandes des tentacules de *Tethys*.

BIBLIOGRAPHIE

Pour la commodité des recherches, je crois préférable de diviser la liste bibliographique en chapitres correspondant aux principales divisions du travail. Un chapitre préliminaire donnera les indications des ouvrages *généraux* pouvant intéresser à la fois les diverses recherches de l'Optique musculaire.

TRAITÉS GÉNÉRAUX

1. BEHRENS, 1892. — Tabellen zum Gebrauch bei mikroskopischen Arbeiten, Braunschweig.
2. BOUASSE, 1908-1909. — Cours de Physique, tomes IV, V, VI. Delagrave, Paris.
3. CHWOLSON, 1909. — Traité de Physique, tome II : Etude des radiations. Hermann, Paris.
4. DUFET, 1900. — Données numériques. Gauthier-Villars, Paris.
5. DUPARC et PEARCE, 1907. — Traité de technique minéralogique et pétrographique, tome I. Veit, Leipzig.
6. LANDOLT und BERNSTEIN, 1905. — Physikalisch-chemische Tabellen. 3^e ed. Springer, Berlin.
7. MICHEL-LÉVY et LACROIX, 1888. — Les minéraux des roches. Baudry, Paris.
8. MASCART, 1891. — Traité d'Optique. 3 vol. Gauthier-Villars, Paris.
9. PRENANT, 1903-1906. — Questions relatives à la substance musculaire. *Arch. Zool. exper. Notes et Revues*.
10. RANVIER, 1880. — Leçons d'anatomie générale sur le système musculaire. Delahaye, Paris.
11. VERDET, 1872. — Optique physique, tome II. Masson, Paris.
12. WOOD, 1905. — Physical Optics. Macmillan, London.

PREMIÈRE PARTIE. — Absorption.

13. ARSONVAL (d') 1890. — *Arch. de Physiol. norm. et path.*
14. COPEMANN, 1889. — *Proc. Physic. Society, London* [cité par Hénocque].

15. CUÉNOT, 1900. — La valeur respiratoire du liquide cavitaire chez quelques Invertébrés. *Travaux du Laboratoire d'Arcachon*.
16. DHÉRÉ, 1909. — Recherches spectrographiques sur l'absorption des rayons ultra-violet par les albuminoïdes, les protéïdes et leurs dérivés. Fribourg.
17. FABRY et BUISSON, 1908. — Spectre du fer. *Ann. de la Fac. des Sc. de Marseille*, XVII, fasc. III.
18. GAMGEE, 1895. — On the absorption of the extreme violet and ultra-violet rays of the solar spectrum by hæmoglobin. *Proc. Roy. Soc.*, LIX, pp. 276-279.
19. GAUTRELET, 1903. — Les pigments respiratoires. *Arch. de Zool. exp.*
20. GÖBEL. — *Arch. f. Path. anat.*, CXXVI, 34 [cité par Hénocque].
21. GRAMONT (de), 1909. — Recherches sur les spectres de dissociation. *Ann. de Chim. et de Phys.*, 8^e XVII.
22. HALLIBURTON, 1885. — On the blood of Crustacea. *Journal of Physiology*, p. 320.
23. HAMMARSTEN, 1906. — Text-book of Physiological Chemistry. Wiley, New-York.
24. HÉNOQUE, 1897. — Spectroscopie biologique. *Encyclopédie Léauté*, Gauthier-Villars, Paris.
25. HÉNOQUE, 1903. — Spectroscopie biologique, in : *Traité de Physique biologique*, d'Arsonval, Marey, etc. Vol. II. Masson, Paris.
26. HOPPE-SEYLER, 1890. — *Zeitschrift für Physiol. Chemie*, V, XIII.
27. KAYSER, 1908. — Handbuch der Spectroskopie, 4 vol. Hirzel, Leipzig, [donne toute la bibliographie de la spectrographie du sang, des pigments animaux, etc.].
28. KÜHNE, 1864. — Untersuchungen über das Protoplasma. Leipzig.
29. LAMBLING, 1895. — Le sang et la respiration. *Encyclopédie chimique de Fremy*, IX², f. III.
30. LANKESTER (Ray), 1871. — Ueber das Vorkommen von Hæmoglobin in den Muskeln der Mollusken. *Pflüger's Archiv*, pp. 315-324.
31. LEVY, 1889. — Ueber die Farbstoffe der Muskeln. *Zeitschrift für Physiol. Chemie*, 13.
32. MÖRNER, 1897. — Beobachtungen über den Muskelfarbstoff. *Nordsk. Med. Arkiv. Festband* [d'après l'analyse donnée par Hammarsten in *Maly's Jahresbericht*, 27, 1897, p. 456].
33. MAC MUNN, 1886. — Myohæmatin and histohæmatins. *Philos. trans. of the Royal Society*, London.
34. MAC MUNN, 1887. — Myohæmatin. *Journal of Physiology*, pp. 51-65, 4 pl.
35. NÉCULCEA, 1906. — Recherches théoriques et expérimentales sur la constitution des spectres ultra-violet d'étincelles oscillantes. Théorie interférentielle des appareils spectraux. Paris.
36. ROLLETT, 1880. — Blut und Blutbewegung, in Hermann, *Handbuch der Physiologie*, vol. I. Leipzig.

37. SORET, 1883. — Recherches sur l'absorption. *Arch. des Sc. Phys. et Nat.*
38. VLÈS, 1909. — Sur la valeur spectrographique des stries musculaires. *C. R. Ac. Sc.* 149, p. 1401.
39. YEO (Gerald), 1885. — An attempt to estimate the gaseous interchanges of the frog's heart. *Journal of Physiology*.
Cf. également : RANVIER, n° 10.

DEUXIÈME PARTIE. — Indices de réfraction.

40. BECKE, 1893. — Ueber die Bestimmbarkeit der Gesteinsgemengtheile, besonders der Plagioklase und Grund ihres Lichtbrechungsvermögens. *Sitz. k. Akad. Wiss. Wien.*, pp. 358-376. Cf. aussi : *Min. und petr. Mitth.*, 13, p. 385.
41. CARNOY, 1884. — Biologie cellulaire. 1 vol. Douin, Paris.
42. CHÉNEVEAU, 1908. — Indices de réfraction des dissolutions. *Journal de Physique*.
43. EXNER (S.) 1887. — Ueber optische Eigenschaften lebender Muskelfasern. *Pflüger's Arch.* Bd 40, pp. 379-393.
44. EXNER (S.). — Ein Mikrorefractometer *Arch. f. Mikr. Anat.*, Bd 25, pp. 97-112.
45. GAUTIER. — [cité par Hugounencq, 1903. Chimie Physiologique, 1 vol. Douin, Paris].
46. HAGEN, 1867. — Brechungsexponenten und specifische Gewichte. *Poggend. Ann.*
47. MASCHKE, 1880. — Ueber eine mikroprismatische Methode zur Unterscheidung fester Substanzen. *Ann. der Physik und Chemie*, XI, 722 [d'après l'analyse du *Journal de Physique*, 1, X, 372].
48. NÆGELI und SCHWENDENER, 1867. — Das Mikroskop. Leipzig.
49. POPE, 1896. — *Jour. of Chem. Society*.
50. RANVIER, 1882. — Traité technique d'histologie. Savy, Paris.
51. SAGNAC, 1897. — Illusions de la vue. *Journ. de Phys.*, 6.
52. SCHROEDER VAN DER KOLK, 1892. — Ueber die Vortheile schiefer Beleuchtung bei der Untersuchung von Dünnschliffen im parallelen polarisirten Lichte. *Zeitschr. f. Wiss. Mikrosk.*, VIII, p. 436 [Cf. aussi DUPARC et PEARCE, n° 5, p. 396, et WRIGHT, n° 55].
53. VALENTIN, 1879. — Ein Beitrag zur Kenntniss der Brechungsverhältnisse der Thiergewebe. *Pflüger's Archiv*, Bd XIX, pp. 78-105.
54. WAGENER, 1880. — Ueber die Entstehung der Querstreifen auf den Muskeln. *Arch. f. Anat. und Phys.*
55. WRIGHT, 1901. — *Min. und petr. Mitth.*, 20, 239.

Cryoscopie

56. BOTTAZZI, 1897. — La pression osmotique du sang des animaux marins. *Arch. biol. Italiennes*, trad. française, 28, p. 61.
57. DEKHUYZEN, 1903. — Un liquide fixateur isotonique avec l'eau de mer. *C. R. Ac. Sc.*, 137, p. 415.
58. DELAGE, 1907. — Facteurs de la parthénogenèse. *Arch. Zool. exp.*, t. VII, 4^e série
59. DELPHY, 1909. — Essais de cryoscopie zoologique (Diplôme d'études supérieures), Paris.
60. PANELLA, 1906. — Cryoscopie des muscles lisses. *Arch. de biol. Ital.* [l'édition française des *Arch. de biol. Ital.* renferme, dans la note de Panella, une erreur d'impression qui en rend l'interprétation assez difficile].

TROISIÈME PARTIE. — Ultra-violet.

61. RAYLEIGH (Lord), 1896. — On the theory of optical images, with special reference to the microscope. *Philos. Magaz.* t. XLII, p. 467. Cf. aussi :
62. RAYLEIGH (Lord), *Scientifical papers*, Cambridge University, vol. IV, n° 222.
63. COTTON et MOUTON, 1906. — Les ultra-microscopes. Masson, Paris.
64. PORTER, 1903. — Abbe's diffraction theory of microscopic vision. *Physical Review*, XX, p. 386.
65. ABBE, 1904. — Gesammelte Abhandlungen. 4, Abhandlungen über die Theorie des Mikroskops. Fischer, léna.
66. KÖHLER, 1904. — Mikroskopische Einrichtung für ultraviolette Licht. *Zeitschr. f. Wiss. Mikroskopie*, t. XXI, pp. 429-273.
67. KÖHLER und von ROHR, 1904. — Mikrophotographische Einrichtung für ultraviolette Licht. *Zeitsch. f. Instrumentenkunde*, XXIV, pp. 344-349.
68. DIECK, 1906. — Das Photomikroskop für ultraviolette Strahlen und seine Bedeutung für die histologische Untersuchung, insbesondere der Hartgewebe. *Sitzung. der Gesellsch. Naturforsch. Freunde*, n° 4, pp. 108-123, 5 pl.
69. DIECK, 1906. — Mikrophotographische Aufnahmen mit ultravioletten Strahlen. *Deutsch. Monatsschr. f. Zahnheilk.* pp. 46-37.
70. CHEVROTON et VLÈS, 1909. — Examen de la striation musculaire en lumière ultra-violette. *C. R. Soc. Biol.*, LXVI.
71. MEIGS, 1908. — The structure of the element of cross-striated muscle. *Zeitschr. f. Allg. Phys.*, Bd VIII, pp. 81-120, 3 pl.
72. KALAHNE, 1905. — Ueber das Woodsche Lichtfilter für ultraviolette Strahlen. *Phys. Zeitschr.*, p. 415.
73. GRAWITZ et GRÜNEBERG, 1906. — Die Zellen des menschlichen Blutes in ultraviolettem Lichte. *Sitz. der Gesell. Naturforschender Freunde*. Cf. aussi : Wood, n° 42.

Diffraction, réseaux musculaires.

74. RANVIER, 1874. — Du spectre produit par les muscles striés. *Arch. de Physiol.*, n° 6, p. 775.
75. RANVIER, 1874. — *C. R. Ac. Sc.*
76. RENAUT, 1874. — Traité d'histologie pratique. Paris.
77. CORNU, 1877. — Réseaux périodiques. *Assoc. franç. pour l'avanc. des Sc.* Nantes, p. 376.
Cf. aussi : RANVIER, n° 10; WOOD, n° 12.

QUATRIÈME PARTIE — Lumière polarisée.

a) *Bibliographie relative aux corps organisés, aux muscles, à l'histologie, etc.*

78. BOECK, 1839. — *Verhandl. d. Skandinav. Naturforscher in Gothenburg* [d'après Brücke, n° 83].
79. BORREL et CERNOVADEANU, 1907. — Membrane ondulante de *Spirochoeta Balbianii* *C. R. Soc. Biol.*, 67, p. 1102.
80. BREWSTER, 1846. — On the structure of the crystalline lense in fishes and quadrupedes, as ascertained by its action on polarized light. *Phil. Trans.*, p. 341.
81. BREWSTER, 1833. — On the anatomical and optical structure of the crystalline lenses of animals. *Phil. Trans.*, p. 323.
82. BREWSTER, 1837. — On the development and extinction of regular doubly refracting structure in the crystalline lenses of animals after death. *Phil. Trans.*, p. 253.
83. BRÜCKE, 1858. — Untersuchungen über den Bau der Muskelfasern mit Hülfe des polarisirten Lichtes. *Sitz. k. Akad. Wiss. Wien.*, Bd XV.
84. BRÜCKE, 1871. — in : Stricker, *Handbuch der Lehre von den Geweben*. Leipzig.
85. DANILEWSKY, 1882. — Ueber die Abhängigkeit der Kontraktionsart der Muskeln von den Mengenverhältnissen einiger ihrer Bestandtheile. *Zeitsch. f. physiol. Chemie*, VII.
86. DUBOIS (R.), 1909. — Recherches sur la pourpre et les pigments animaux. *Arch. zool. exper.* [cite la bibliographie antérieure].
87. EBNER (von), 1882. — Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organischer Substanzen Leipzig.
88. ENGELMANN, 1875. — Kontraktilität und Doppelbrechung. *Pflüger's Archiv*, Bd XI, pp. 432-464.
89. ENGELMANN, 1907. — Zur Theorie der Kontraktilität. *Arch. f. Anat. und Phys.*, p. 25-55.

90. FANTHAM, 1908. — *Spirochæta (Trypanosoma) Balbianii* and *Spirochæta Anodontæ*. *Quart. Journ. Micr. Science*, LII, p. 1-73.
91. FLÜGEL, 1872. — Ueber die quergestreiften Muskeln der Milben. *Arch. f. Mikr. Anat.*, VIII [cité par Prenant, n° 9].
92. GODDARD, 1839. — On the polarisation of light by living animals' *Phil. Mag.*, sér. III, vol. XV, p. 452.
93. HAYCRAFT, 1891. — *Quarterly Journal of Microsc. Science*.
94. HERMANN, 1880. — Ueber das Verhalten der optischen Constanten des Muskels. *Pflüger's Archiv*, XXII.
95. HOLMGREEN, 1893. — Studier öfver muskelstromats natur och kvantitativa bestämmande jemte närliggande fragor. Upsala Läkareförenings Förhandlingar, XVIII [d'après Prenant]. *Jahresb. üb. Thier. Chem.*
96. HÜRTLE, 1909. — Über die Struktur der quergestreiften Muskelfasern von *Hydrophilus*. *Pflüger's Archiv*, 126, 1.
97. KLEIN, 1881. — Histological Notes. *Quarterly Journal of Microsc. Science*, 233.
98. MACKINNON, 1909. — Optical properties of contractile organs in Heliozoa. *Journal of Physiology*.
99. MÜLLER, 1861. — Beiträge zur Kenntniss der Molekularstruktur tierischer Gewebe. *Zeitsch. für rationelle Medizin*.
100. NASSE, 1882. — Zur Anatomie und Physiologie der quergestreiften Muskelsubstanz. Leipzig.
101. NEWMANN, 1879. — New theory of contraction of striated muscle. *Journ. of Anat. and Phys.*, XIII, 549.
- 101 bis. PORTER (Anna), 1909. — Some observations on living Spirochætes of Lamellibranchs. *Arch. Zool. Exp.* 5^e série, t. III, pp. 4-26.
102. ROLLETT, 1891. — Untersuchungen über Kontraktion und Doppelbrechung der quergestreiften Muskelfasern. *Denksch. Akad. Wiss. Wien.*, Bd 58.
103. ROUGET, 1862. — Sur les phénomènes de polarisation qui s'observent dans quelques tissus des végétaux et des animaux, et en particulier dans le tissu musculaire. *Journal de Physiologie*, p. 247.
104. ROUGET, 1881. — *Gazette médicale*, n° 28, Paris.
105. SCHIPILOFF und DANILEWSKY, 1881. — Ueber die Natur der anisotropen Substanzen der quergestreiften Muskeln. *Zeitsch. f. physiol. Chemie*, Bd V, pp. 349-365.
106. SOLI (Ugo), 1901. — Sulla struttura delle fibre muscolari lisce dello stomaco degli uccelli. *Bibliogr. anat.*, p. 25.
107. VALENTIN, 1861. — Die Untersuchungen der Pflanzen und Thiergewebe im polarisirten Lichte. Leipzig.
108. VLÈS, 1908. — Sur la biréfringence apparente des cils vibratiles. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXLVI, p. 88.
109. VLÈS, 1908. — La biréfringence musculaire. *Arch. zool. exper.*
110. VLÈS et MACKINNON, 1908. — Sur les propriétés optiques de quelques éléments contractiles. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXLVII.

111. VLÈS and MACKINNON, 1908. — On the optical properties of some contractile organs. *Journ. of the Royal Society*.
112. VLÈS, 1909. — Sur la valeur des stries musculaires en lumière polarisée. *C. R. Ac. Sc.*
113. VLÈS, 1906. — Sur la structure et les affinités de *Trypanosoma Balbianii*. *C. R. Soc. Biol*, LXI, p. 408.
Cf. aussi : RANVIER, n° 10 ; WAGENER, n° 53 ; MEIGS, n° 71.

b) Bibliographie relative à la théorie physique.

114. BECKE. — *Denksch. d. k. k. Akad. Wiss. Wien*. Bd LXXV [d'après Duparc et Pearce, n° 5].
115. BIOT, 1842. — Mémoire sur la polarisation lamellaire. Institut.
116. BJERKEN, 1892. — *Wiedemann's Annalen*, XLIII, pp. 808-846 [recherches sur la double réfraction produite par la traction ou la compression linéaire dans le caoutchouc et les gelées de gélatine] (anal. *Journ. de Phys.*, p. 491).
117. BREWSTER, 1850. — [D'après Verdet, n° 11].
118. BRAUN, 1905. — Der Hertzsche Gittersversuch im Gebiete der sichtbaren Strahlungen. *Ann. d. Phys.*, 1-19.
119. BRAUN, 1905. — Einige Beobachtungen die sich auf künstliche Doppelbrechung beziehen. *Ann. der Physik*, 16, 278.
120. BRAUN, 1905. — Ueber metallische Gitterpolarisation, insbesondere ihre Anwendung zur Deutung mikroskopischer Präparate. *Ann. der Physik*, pp. 238-277.
121. CESARO, 1907. — Contribution à l'étude des glycérides qui constituent les graisses. *Bull. Acad. Roy. Belgique*, p. 1004.
122. COTTON et MOUTON, 1906. — *Soc. de Physique*, 4 mai. [Cf. aussi ; n° 63].
123a. COTTON et MOUTON, 1910. — Sur la biréfringence magnétique et électrique des liquides aromatiques. *C. R. Ac. Sc.*, CL, p. 774.
123b. COTTON et MOUTON, 1910. — Sur la relation de Havelock entre la biréfringence et l'indice de réfraction. *C. R. Ac. Sc.*, CL, p. 857.
124. DRUDE. — [D'après Wood, n° 12].
125. DUBOIS und RUBENS, 1893. — *Wied. Ann.*, t. XLIX, p. 593.
126. DUBOIS und RUBENS, 1904. — *Ber. Physik. Gesell.*, t. II.
127. EXNER, 1894. — *Wiedemann's Ann*, XLIX, pp. 387-394 [action polarisante de la diffraction. Analysé par *Journal de Physique*, 3, III, 190].
128. FRIEDEL, 1906. — Experimentelle Untersuchungen über lamellare Doppelbrechung. *Ann. d. Phys.*, 1031-1048.
129. FRESNEL., 1866. — Œuvres,
130. FABRY, 1907. — Sur la polarisation par réfraction et la propagation de la lumière dans un milieu non homogène. *C. R. Ac. Sc.*, CXLV, p. 112.
131. GOUY, 1885. — Sur les effets simultanés du pouvoir rotatoire et de la double réfraction. *C. R. Ac. Sc.*, p. 12.

132. HAVELOCK, 1908. — Artificial double refraction and æolotropic distribution. *Proc. Roy. Soc. A*, LXXX, p. 28. London.
133. HERTZ, 1889. — *Journal de Physique*, t. VIII, série II, p. 432.
134. HOLTZMANN, 1858. — *Pogg. Ann.*, 444 [d'après Verdet, n° 11].
135. LAMPA, 1895. — *Wiener Sitzungsberichte*, 684.
136. LAMPA, 1902. — *Ibid.*, 982.
137. LEHMANN, 1904. — Flüssige Krystalle. Engelmann, Leipzig.
138. LEHMANN, 1906. — Fliessende Krystalle und Organismen. *Arch. f. Entwicklungsmechanik*.
- 139a. MESLIN, 1909. — Sur la polarisation par diffusion latérale. *C. R. Ac. Sc.*, CXLVIII, p. 1095.
- 139b. MESLIN, 1909. — Sur le dichroïsme magnétique des espèces minérales, *C. R. Ac. Sc.*, CXLVIII, p. 1179.
- 139c. MESLIN, 1909. — Sur le dichroïsme magnétique des terres rares. *C. R. Ac. Sc.*, CXLVIII, p. 1598.
- 139d. MESLIN, 1909. — Dichroïsme magnétique des liqueurs constituées par de la sidérose *C. R. Ac. Sc.*, CLXIX, p. 855.
- 139e. MESLIN, 1909. — Dichroïsme magnétique et orientation des cristaux de sidérose dans le champ. *C. R. Ac. Sc.*, CXLIX, p. 986.
140. METZ (de), 1906. — Double réfraction accidentelle dans les liquides. *Coll. Scientia*. Gauthier-Villars, Paris.
141. NEUMANN, 1881. — Die Gesetze der Doppelbrechung des Lichtes in comprimierten oder ungleichförmig erwärmten unkrystallischen Körpern. *Pogg. Ann.*, LIV, p. 449 [D'après Verdet, n° 41, t. II.].
142. POCKELS, 1902. — *Ann. der Phys.*
143. QUINCKE, 1904. — [Anal. par Lugol. *Journal de Physique*].
144. QUINCKE, 1873. — Ueber das Verhalten des polarisirten Lichtes bei der Beugung. *Pogg. Ann.*, CXLIX [anal. *Journ. de Physique*, 1874, p. 33].
145. RAYLEIGH, 1892. — [Cf. n° 62, Scientific papers].
146. STOKES, 1849. — *Cambr. Trans.*, IX, 4 [d'après Verdet, n° 11].
147. VLÈS, 1909. — Micromètre oculaire à vernier intérieur. *C. R. Soc. biol.*
148. WERTHEIM, 1854. — Mémoire sur la double réfraction. *Ann. de chim. et de phys.*, XII, p. 96 [D'après Verdet, n° 11].
149. WIENER, 1904. — Lamellare Doppelbrechung. *Phys. Zeitschr.*, V, 332. Cf. aussi : VERDET, n° 11.

CINQUIÈME PARTIE. — Théorie de la striation.

a) Histologie.

150. ANTHONY, 1904. — Note sur la forme et la structure des muscles adducteurs des Mollusques acéphales. *Bull. Société Philomatique*.

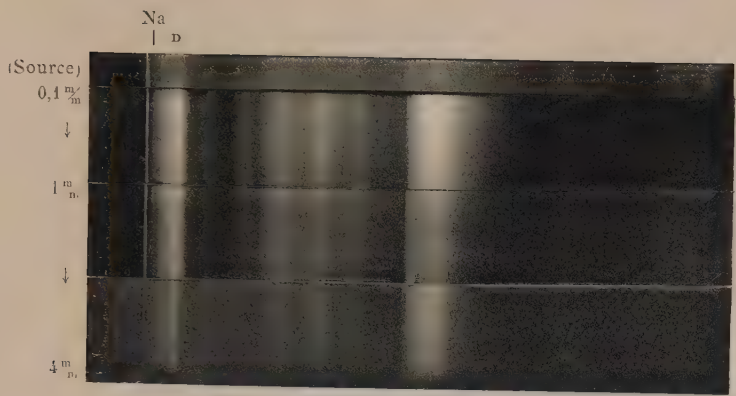
- 151 ANTHONY, 1907. — Sur un cas de siphon supplémentaire chez la Lutraire. *Arch. zool. exp. Notes et revues*.
152. APEL, 1885. — Beiträge zur Anatomie und Histologie des *Priapulus caudatus*. *Zeit. f. Wiss. Zool.*, XLII.
153. ARGAUD, 1908. — Recherches sur l'histotopographie des éléments contractiles des parois artérielles. Alcan, Paris.
154. BALLOWITZ, 1897. — Ueber den feineren Bau der Muskelsubstanzen. 1, Muskelfaser der Cephalopoden. *Arch. f. mikr. Anat.*, XXXIX, 291.
155. BEAUCHAMP (de), 1909. — Recherches sur les Rotifères. *Arch. zool. exper.*, 4^e série, X, pp. 1-410.
156. BENEDEN (van), 1871. — [D'après Prenant, n° 9].
157. CERFONTAINE, 1894. — Note sur l'existence de fibres musculaires striées chez un Trématode. *Bull. Acad. Sc. Belgique*.
158. DAKIN, 1909. — Striped muscles in the Lamellibranch mantle. *Anat. Anzeiger*, t XXXIV, n° 9-11.
159. DELAGE et HÉROUARD, 1897-98. — Traité de zoologie concrète. *Vermidiens; Prochordés*. Schleicher, Paris.
160. DOGIEL, 1877. — Die Muskeln und Nerven des Herzens bei einigen Mollusken. *Arch. mikr. Anat.*, XVI, 59-65.
161. DURANTE, 1902. — Anatomie pathologique des muscles [*in* : Cornil et Ranvier, *Traité d'Histologie pathologique*].
162. DUESBERG, 1909. — Ueber Chondriosomen und ihre Verwendung zu Myofibrillen beim Hühnerembryo. *Verh. Anat. Ges.*
163. EIMER, 1892. — Die Entstehung und Ausbildung des Muskelgewebes, insbesondere der Querstreifung desselben, als Wirkung der Thätigkeit betrachtet. *Zeit. wiss. Zool.*
164. FOL (H.), 1888. — Sur la répartition du tissu musculaire strié chez divers Invertébrés. *C. R. Ac. Sc.*, CVI.
165. FOL (H.), 1896. — Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie. Engelmann, Leipzig.
166. GALEOTTI und LEVI, 1893. — Beiträge zur Kenntniss der Regeneration der quergestreiften Muskelfasern. *Ziegler's Beitr.*
167. GUÉRIN, 1908. — Contribution à l'étude de l'appareil tentaculaire des Céphalopodes. *Arch. zool. exper.*, t. VIII, sér. 4, p. 1.
168. GUERRINI, 1906-8. — Sulla funzione dei muscoli degenerati. *Lo Sperimentale* [voir mes analyses dans l'*Année biologique*, années correspondantes].
169. GODLEWSKY, 1902. — Die Entwicklung des Skelett-und Herzmuskelgewebes der Säugethiere. *Arch. f. mikr. Anat.*, LX [Cf. aussi : 1901, *Acad. des Sc. de Cracovie*].
170. HALLER (B.), 1881. — Untersuchungen über die Rhipidoglossen. *Morph. Jahresh.* Bd IX, 61.
171. HARTOG, 1896. — Rotifers, *in* : *Cambridge Nat. Hist.*, vol. II. Macmillan, London.
172. HEIDENHAIN, 1900. — Struktur der kontraktilen Materie. *Ergeb. d. Anat. und Entwicklung*.

173. HÜRTHE, 1907. — Ueber die Struktur des quergestreiften Muskels. *Biol. Centralblatt*, p. 412.
174. JOTEYKO, 1909. — La fonction musculaire. 4 vol. *Encyclopédie Douin*, Paris.
175. JOURDAN, 1895. — Tissu musculaire dans la série animale. *Revue générale des Sciences*, n° 9.
176. JOURDAN, 1897. — Sur la structure des fibres musculaires de quelques Annélides polychètes. *C. R. Ac. Sc.*
177. KRAUSE, 1869. — [Cité par Prenant, n° 9].
178. KUHNE, 1858. — Eine lebende Nematode in einer lebenden Muskelfaser beobachtet. *Virchow's Archiv*, Bd XX, VI, 222.
179. MADER, 1904. — Sur les fibres musculaires du cœur chez la Nasse. *C. R. Ac. Sc.*
180. MALAQUIN, 1893. — Recherches sur les Syllidiens. Thèse de doctorat, Lille.
181. MARCEAU, 1904. — Note sur la structure du cœur chez les Gastéropodes et les Lamellibranches. *C. R. Ac. Sc.*
182. MARCEAU, 1904. — Note sur la structure du cœur chez les Céphalopodes. *C. R. Ac. Sc.*
183. MARCEAU, 1905. — Le cœur chez les Mollusques. *Arch. Anat. micr.*
184. MARCEAU, 1909. — Recherches sur la morphologie, l'histologie et la physiologie comparée des muscles adducteurs des Mollusques acéphales. *Arch. zool. exp.*, 5^e série, II, pp. 295-469.
185. MARCHESINI und FERRARI, 1895. — Untersuchungen über die glatte und die gestreifte Muskelfaser. *Anat. Anz.* Bd. 11. pp. 138-152.
186. MARSHALL, 1888. — Observations on the structure and distribution of striped and unstriped muscles in the animal Kingdom. *Quart. Journ. of micr. Sc.*
187. MERKEL, 1881. — *Arch. für Mikros. Anat.*, XIX.
188. MEVES, 1909. — Ueber Neubildung quergestreifter Muskelfasern nach Beobachtungen am Hühnerembryo. *Anat. Anz.*, XXXIV, pp. 161-165.
189. MIHALJOVITZ, 1891. — Beiträge zur Kenntniss des inneren Baues der quergestreiften Muskelfasern. *Centralbl. f. Physiol.*
190. MOTZ, 1904. — Sur les gonophores de *Plumularia obliqua* Saunders et *Sertularia operculata* L. *Arch. zool. exp. Notes et Revues*, n° 4, t. VII, série 4, p. CXV.
191. MÜNCH, 1903. — Die sogenannte Querstreifung der Muskelfaser der optische Ausdruck ihrer spiraligen anisotropen Durchwindung. *Arch. Mikr. Anat.*, LVII, pp. 53-108.
192. PERRIER (E.), 1893. — Traité de Zoologie. Savie, Paris.
193. PRENANT, 1901. — Sur les fibres striées des Invertébrés. *Bibliographie anatomique*, IX.
194. REES (van), 1886. — Myoryctes Weismanni. *Tijdsch. Nederl. Dierk. Ver.* (2) 1 Deel., p. 131.
195. RORDE, 1883. — Die Muskulatur der Chætopoden. *Zool. Anzeiger*, 189.

196. SCHARFF, 1885. — Skin and nervous system of *Priapulius* and *Hali-cryptus*. *Quart. Journ. of micr. Anatomy*.
197. SCHWALBE, 1869. — Ueber den feineren Bau der Muskelfasern wirbelloser Thiere. *Arch. f. Mikr. Anat.*, Bd V.
198. SCHAUNISLAND, 1887. — Zur Anatomie der Priapuliden. *Zool. Anzeiger*.
199. SEELIGER, 1893-1911. — Bronn's Thierreich, vol. III : Tunicaten.
200. VIGIER, 1904. — Structure des fibres musculaires du cœur chez les Mollusques. *C. R. Ac. Sc.*
201. VIGIER et VLÈS, 1904. — Structure histologique des éléments du cœur chez les Mollusques. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, XXIX, p. 224.
202. VOSSELER, 1891. — Untersuchungen über glatte und unvollkommen quergestreifte Muskeln der Arthropoden. Tübingen.
203. WAGENER, 1863. — Ueber die Muskelfasern der Evertrebraten. *Arch. f. Anat. Physiol. und Wissensch. Medizin*.
Cf. aussi : ENGELMANN, n° 88 ; HAYCRAFT, n° 93 ; KLEIN, n° 97 ; NASSE, n° 100 ; SOLI, n° 106.

b) *Physique et Mécanique.*

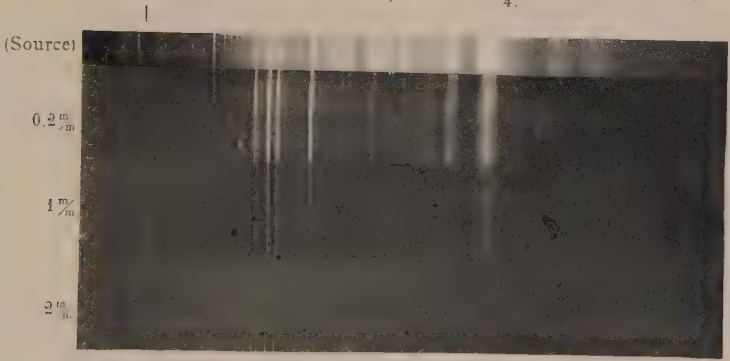
204. ALLIAUME, 1908. — Théorie de la propagation des ondes liquides dans les tuyaux élastiques. *Mem. Acad. Roy. Belgique*. II.
205a. AYRTON, 1907. — *Rev. gén. des Sciences*, XVIII, p. 690.
205b. AYRTON, 1908. — On the non periodic or residual motions of water moving in stationary waves. *Proc. Roy. Soc.*, 80, A, 252.
206. BJERKNES, 1909. — Kraftfelder. 1 vol. Braunschweig.
207. CANDOLLE (de), 1883. — Rides formées à la surface du sable. *Arch. des Sc. Phys. et Nat.*, 9, p. 241.
208. CHWOLSON, 1908. — Traité de Physique, vol. I : l'état liquide. Hydrodynamique (trad. française). Paris, Hermann.
209. FOREL, 1883. — Les rides du fond du lac Léman. *Arch. des Sc. Phys. et Nat.*, 10, p. 44.
210. HAVELOCK, 1908. — Groups of waves in dispersive media. *Proc. Roy. Soc.*, London, 81, A, 398.
211. HUNT, 1882. — On the formation of ripplemarks. *Proc. of the Roy. Soc.*
212. KUNDT, 1868. — *Pogg. Ann.*, CXXXV, p. 337.
213. KUNDT et LEHMANN, 1874. — Ueber longitudinale Schwingungen und Klausfiguren in zylindrischen Flüssigkeitssäulen. *Pogg. Ann.*, 153.
214. RAYLEIGH (lord), 1878. — Theory of sound. Macmillan, London.
215. RAYLEIGH (lord), 1883. — On the circulation of air observed in Kundt's tubes. *Phil. Trans.*, CLXXV, pp. 4-24.
216. RAYLEIGH (lord), 1908. — Vortices in oscillating liquid. *Proc. Roy. Soc.*, 81, A, 259.
217. RÉSAL, 1876. — *C. R. Ac. Sc.*, I, 698.



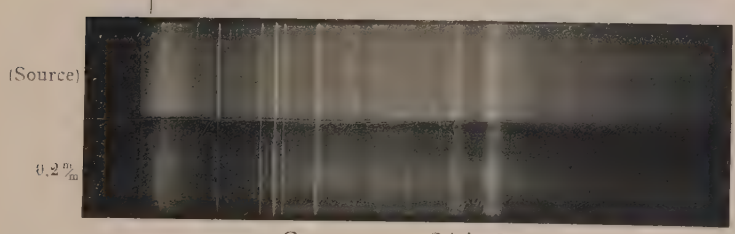
ÉCREVISSE, Série D₁ D₂.



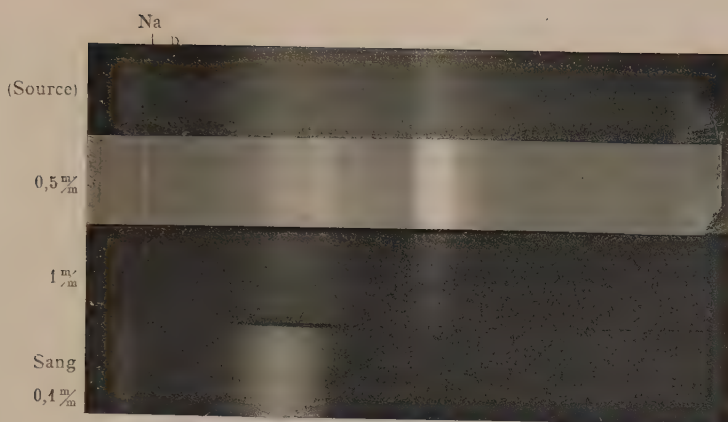
ÉCREVISSE, Série E₄.



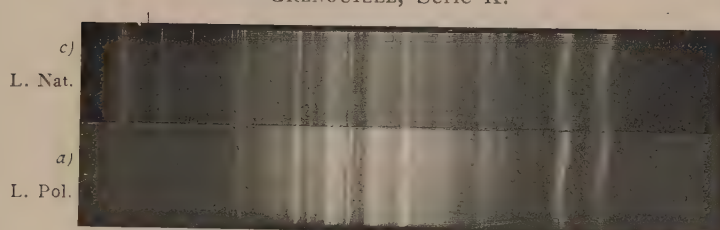
GRENOUILLE, Série Z₄ 5. 6.



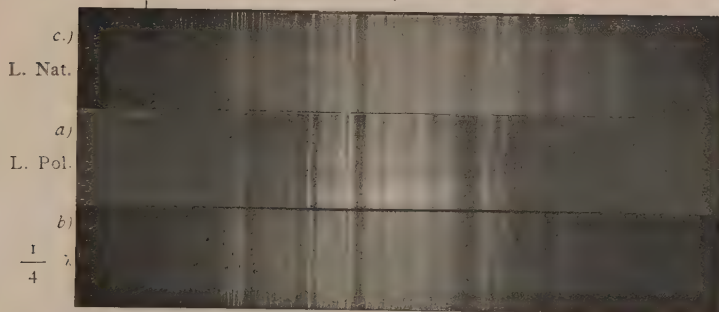
GRENOUILLE, Série I₄ 2.



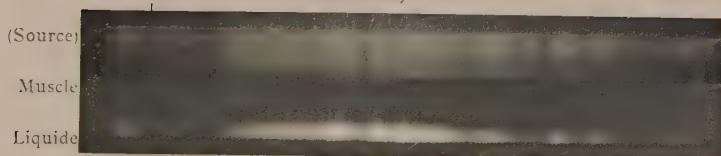
GRENOUILLE, Série K.



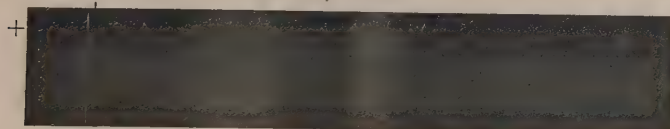
GRENOUILLE, Série III.



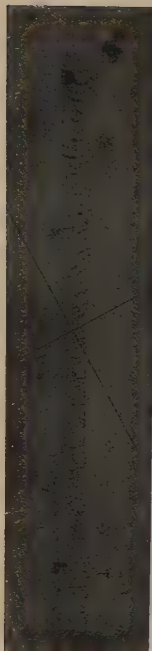
GRENOUILLE, Série IV.



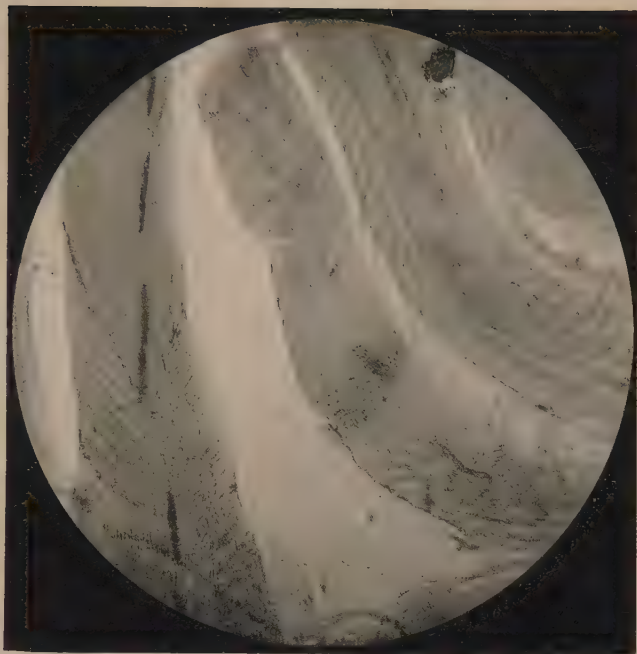
MOULE, Série II.



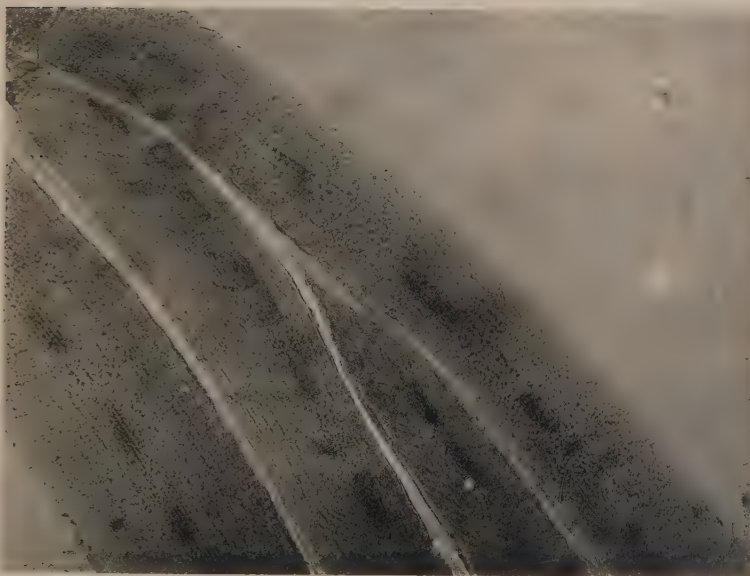
GRENOUILLE, DICHROÏSME.



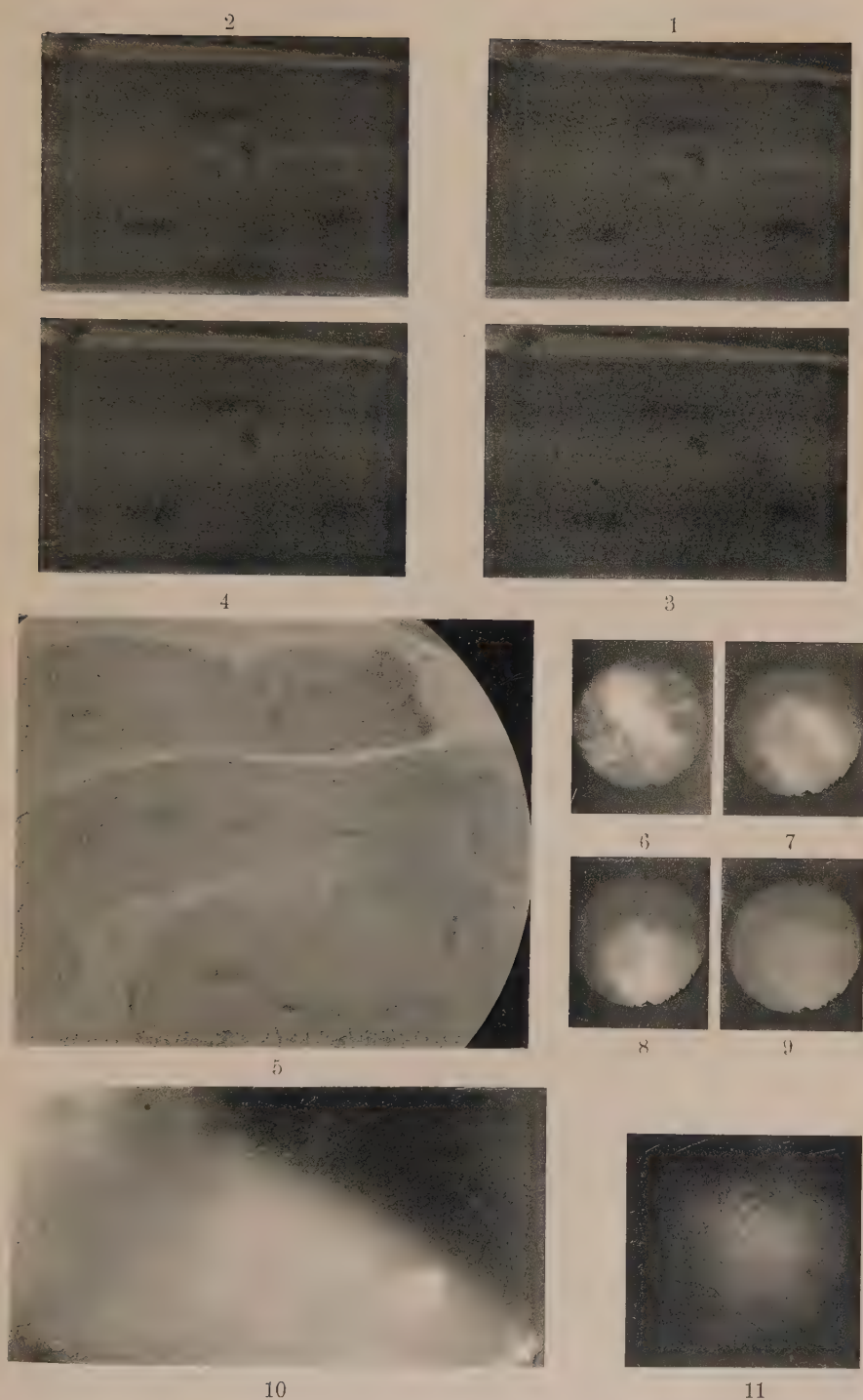
1



2



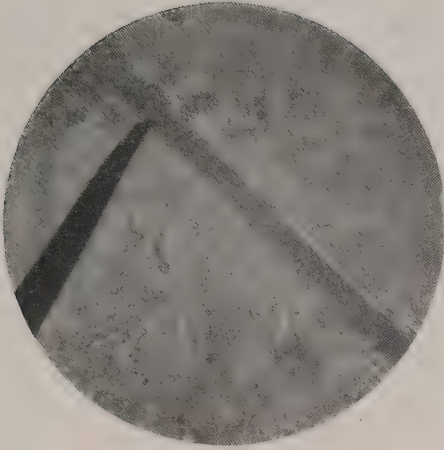
3



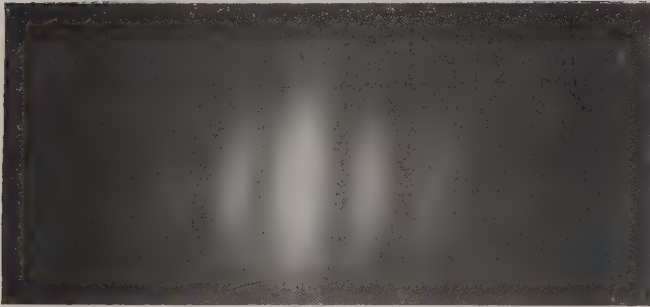
FIBRES MUSCULAIRES. - 1-5, ULTRAVIOLET. - 6-9, LUMIÈRE POLARISÉE.
 10, ULTRAMICROSCOPE. - 11, STRIATION EXPÉRIMENTALE.



Phénomène Schröder. — 1. Fragments de verre ($n = 1,52$) dans un liquide d'indice 1,60 (mélange de bromure de naphthaline et créosote). Diaphragme introduit par la gauche (noter, pour les rapports des franges au côté d'introduction du diaphragme, que l'image réelle obtenue sur la plaque microphotographique est droite par rapport à l'objet, et non renversée comme l'image virtuelle que l'on observe directement à l'oculaire). — 2. Fragments de verre ($n = 1,52$) dans un liquide d'indice 1,33 (eau). Mêmes conditions que précédemment. — 3. Phénomène Schröder sur des fibres musculaires plongées dans un liquide d'indice inférieur (glycérine). Diaphragme introduit par le bas.



4. *Franges d'interférence* par diffraction obtenues au microscope sur une limite de deux corps d'indices différents (en bas, verre, $n = 1,52$; en haut, bromure de naphthaline, $n' = 1,66$). Mise au point légèrement relevée. Lumière issue d'un arc au charbon, monochromatisée par un écran au sulfate de cuivre ammoniacal, parallèle et rigoureusement centrée dans le microscope par la méthode des franges concentriques (p. 127). La pointe noire indique la position de la limite au moment de la mise au point exacte. Les franges du côté de la plus faible indice sont les plus larges.

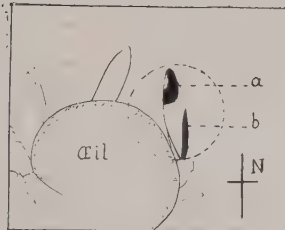


5. *Spectres de diffraction* d'un fragment de gastrocnémien de Grenouille. Plaque parallèle au réseau, lumière incidente normale. On distingue la frange centrale, et les spectres de 1^{er} et 2^e ordre. Lumière à peu près parallèle, plaque à 4 centimètres en arrière du réseau (Chevroton et Vlès, phot.).

8



8'



8. *Isogyres longitudinales* d'un muscle d'une patte de *Mysis*, photographie instantanée sur le vivant. Stade de la dissociation des isogyres en deux branches *a* et *b*. *Œil*, œil de la *Mysis*, *N*, nicols. Les traits blancs - - - soulignent le bord du muscle (le cercle indicateur du schéma 8' ne correspond pas rigoureusement, comme position, au cercle de la photographie 8). Objectif 3 Nachet $\times 50$ env. ; l'une des branches d'isogyre est nettement courbe.

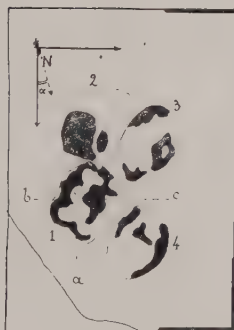
11



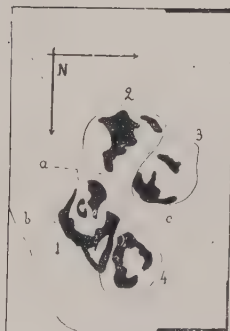
12



11'



12'

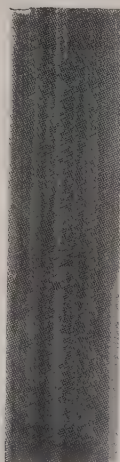


11-12. *Isogyres transversales*. Section fraîche (dans la solution physiologique) à peu près transversale d'un gastrocnémien de Grenouille. Obj. 3, oc. 1. $\times 200$ env. (observer l'isolement de l'anneau d'isogyre a). α , angle de rotation. N, nicols (indiqués en haut par les équerres).

15



16

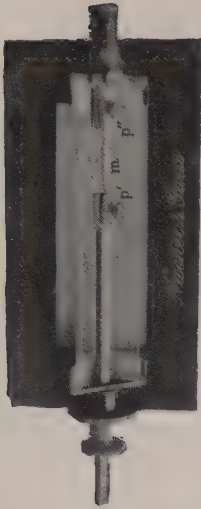


17



Essais de striation expérimentale, couches minces de liquides contenant un fin précipité (phosphate de Ba), et soumises à des ébranlements périodiques. — 15. Striation transversale se formant à l'extrémité d'une colonne de précipité, dont le haut est encore insegmenté; $\times 3$. — 16. La colonne se segmente latéralement; gr. nat. — 17. Tube libre, où la striation est plus irrégulière et parfois hélicoïdale; gr. nat.

18



19



18. Platine theodolite vue par-dessus, légèrement réduite. *p p'*, pincés. *m*, muscle. Cf. le texte, p. 270 (Quidor stéréophot.).

19. Compensateur gradué, vu par-dessus, grandeur nat. *Q₁* biseau de quartz. *Q₂*, quartz accessoire logé dans un tiroir. *d*, douille s'emboîtant dans le tube du microscope. Cf. le texte, p. 268 (Quidor stéréophot.).

ERRATA

(Cf. p. XVIII)

- Page 2, ligne 1, *lire* : stries histologiques.
- Page 14, ligne 2, *au lieu de* : asymétrique *lire* : asymétrique.
- Page 26, ligne 15, *au lieu de* : qui *lire* : que.
- Page 31, ligne 13, *au lieu de* : remplacé *lire* : remplacée.
- Page 33, ligne 22, *au lieu de* : n'existe *lire* : n'existent.
- Page 35, ligne 8, *au lieu de* : représentés *lire* : représentées.
- Page 37, ligne 18, *lire* : nous trouvons-nous donc.
- Page 40, ligne 23, *au lieu de* : au dépens *lire* : aux dépens.
- Page 40, ligne 31, *au lieu de* : leur *lire* : leurs.
- Page 40, ligne 36, *au lieu de* : étalment *lire* : étalement.
- Page 45, ligne 21, *au lieu de* : au dépend *lire* : aux dépens.
- Page 55, ligne 18, *lire* : beträchtlich.
- Page 62, ligne 33, *au lieu de* : très nette *lire* : très net.
- Page 68, ligne 17, *au lieu de* : ayant passés *lire* : ayant passé.
- Page 69, ligne 21, *au lieu de* : striés *lire* : striées.
- Page 69, ligne 22, *au lieu de* : du Moule *lire* : de Moule
- Page 87, ligne 7, *supprimer* : par rapport à la limite de séparation.
- Page 89, ligne 12, *au lieu de* : faisceaux *lire* : faisceau.
- Page 106, ligne 19, *au lieu de* : d'une valeur *lire* : une valeur.
- Page 106, ligne 28, *au lieu de* : inférieure *lire* : inférieures.
- Page 112, ligne 38, *au lieu de* : indice *lire* : indices.
- Page 116, ligne 23, *lire* : microphotographique.
- Page 118, ligne 31, *lire* : des limites.
- Page 124, ligne 11, *lire* : incidence rasante.
- Page 129, ligne 24, *lire* : (pl. VI).
- Page 131, ligne 11, *lire* : d'ordre supérieur.
- Page 145, ligne 18, *lire* : Chevroton.
- Page 147, ligne 39, *lire* : en suivant.
- Page 156, ligne 14, *lire* : envisagée.
- Page 157, ligne 2, *lire* : $\Delta_s = (3 \mu + 2\rho) \sin \delta$.
- Page 158, ligne 16, *lire* : coïncider.
- Page 160, ligne 17, *lire* : $m \frac{\lambda}{2}$

- Page 162, ligne 5 *lire* : bien qu'il se soit passé.
 Page 163, ligne 15 *lire* : goniométriques.
 Page 161, colonne 6 du tableau, *lire* : $\delta_1 - \delta_2$.
 Page 166, ligne 23 *lire* : d'un arc et.
 Page 167, ligne 5 *lire* : ayant chacun pour intervalle.
 Page 167, ligne 7 *lire* : corrélation entre ces.
 Page 170, ligne 7 *lire* : devenus maintenant.
 Page 176, ligne 13 *lire* : admise.
 Page 184, ligne 12 *au lieu de* : Actinospherium *lire* : Actinospherium.
 Page 192, ligne 9, *au lieu de* : Kristallinischen *lire* : Krystallinische.
 Page 193, ligne 36 *au lieu de* : ana-yse *lire* : analyse.
 Page 195, ligne 18, *au lieu de* : de vitesse différente *lire* : de vitesses différentes.
 Page 195, ligne 4, *au lieu de* : nu *lire* : un.
 Page 209, *remplacer dans toutes les formules R par r*.
 Page 219, ligne 26, *au lieu de* : quart *lire* : quartz.
 Page 224, *au lieu de* : fig. 25 *lire* : fig. 40.
 Page 230, *au lieu de* : fig. 42 *lire* : fig. 40.
 Page 235, ligne 24, (tableau) : *au lieu de* : 1,30 xylol *lire* : 1,50 xylol.
 Page 236, ligne 9, *lire* : en tous cas.
 Page 248, fig. 44 *lire* : fibres striées.... Ecrevisse.
 Page 255, *inverser la figure 48,2*.
 Page 264, ligne 1, *lire* : disdiaclasses.
 Page 268, ligne 11, *lire* : polarisants.
 Page 274, lignes 34 35, Kraft... Kraft der... Grenzen.
 Page 277, ligne 14, *lire* : Kraft.
 Page 292, fig. 68 : *supprimer le second trait n° 23 qui va de + 6 à + 44*.
 Page 297, ligne 2, *lire* : alors qu'il y en a.
 Page 298, ligne 23, *lire* : ε *au lieu de* ε .
 Page 300, ligne 30, *lire* : Δn_e *au lieu de* Δn^e .
 Page 305, fig. 72 *ajouter* : — à sec ; — dans l'eau ; —.— dans la glycérine.
 Page 312, ligne 36, *lire* : verändert.
 Page 318, ligne 34, *lire* : flüssig Krystall.
 Page 318, ligne 38, et page 319, ligne 24, *au lieu de* : Krystallen *lire* : Krystalle.
 Page 322, ligne 17, *lire* : homologue.
 Page 323, ligne 12, *au lieu de* : à niveau *lire* : au niveau.
 Page 325, ligne 27, *au lieu de* : Jolevko *lire* : Jolevko.
 Page 333, ligne 12, *au lieu de* : anatonique *lire* : anatomique.
 Page 337, ligne 21, *au lieu de* : phystologiques *lire* : physiologiques.
 Page 342, ligne 38, *au lieu de* : M. Ayrton *lire* : Mme Ayrton.
 Page 344, ligne 35, *lire* : Staubfiguren.
 Page 350, ligne 29, *lire* : faire des réserves.

TABLE DES PLANCHES

PLANCHE I

Spectres musculaires (les notations correspondent à celles des tableaux du texte).

Ecrevisse, série D₁ D₂, spectre brut, p. 27 du texte.

Ecrevisse, série E₄, localisation de l'absorption, p. 42.

Grenouille, série Z, spectre brut, p. 46.

» série I, » p. 48.

PLANCHE II

Grenouille, série K, spectre brut (un spectre de sang sous 0 mm. 4 d'épaisseur est adjoint à cette série), p. 49.

Grenouille, localisation de l'absorption, série III, p. 60.

» » » série IV, p. 61.

Moule, série II, p. 66.

Grenouille, dichroïsme. En haut, muscle croisé au nicol ; en bas parallèle, p. 74.

PLANCHE III

1. Franges de Becke sur les bords d'une fibre musculaire d'Ecrevisse inclinée à 30° environ sur l'axe optique du microscope, de façon à avoir une variation continue de mise au point d'un bout de la fibre à l'autre. La « mise au point exacte » est à 4 ou 5 mm. environ au-dessous de la croix du réticule.
2. Photographie ultra-violet de dissocation irrégulière de fibres de patte de mouche. $\lambda = 275 \mu\mu$, électrodes de Cd. Plaques bleues Lumière, pose 2 minutes, oculaire 7 (Chevroton et Vlès phot.).
3. Même matériel, oculaire 10 (Chevroton et Vlès phot.).

PLANCHE IV

1. 2. 3. 4. Ultra-violet. Muscles de pattes de mouche, même dispositif, quatre mises au point successives d'une même région, montrant des pseudo-fibrilles longitudinales, oculaire 10 (Chevroton et Vlès phot.).

5. Ultra-violet. Même région que fig. 2, pl. III, mais avec $\lambda = 280 \mu\mu$, électrodes Mg (Ch. et Vl. phot.).
6. Lumière polarisée, atténuation et rénovation de la biréfringence sous l'action de NO^3H et de l'eau. Abdominaux d'Ecrevisse. Oculaire microphotographique (Cogit constr.).
7. Ultra-microscope Cotton et Mouton. Muscle strié, pattes d'Ecrevisse. à 45° du plan d'incidence ; les disques Z s'éclairent seuls. Arc, obj. 5, oculaire 1.
8. Striation expérimentale sur un tentacule d'Actinie (voir le texte, p. 349). Tentacule à 45° des nicols. Obj. 3 Nacet, oculaire microphotographique.

PLANCHE V à XIII

Les planches en similigravure portant elles-mêmes leurs légendes détaillées, nous ne donnons ici que les titres généraux des figures.

Pl. V, fig. 1. 2 3. Phénomène Schröder.

Pl. VI, fig. 4. Franges d'interférence

— fig. 5. Spectres de diffraction des muscles.

Pl. VII, fig. 6. — — — —

Pl. VII, VIII, IX, fig. 7. 8. 9. 10. Isogyres longitudinales des muscles.

Pl. X, XI, fig. 11. 12. 13 14 Isogyres transversales.

Pl. XII, fig. 15 16. 17 Striation expérimentale.

Pl. XIII, fig. 18. 19. Appareils nouveaux (*photographies stéréoscopiques*).

SECONDE THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Géologie. — *Géologie des environs de Toulon.*

Botanique. — *Etude spectroscopique des pigments assimilateurs.*

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 11 juin 1910

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

PAUL APPELL.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

Pour le Vice-Recteur :

L'Inspecteur d'Académie,

ALBERT CAHEN.

